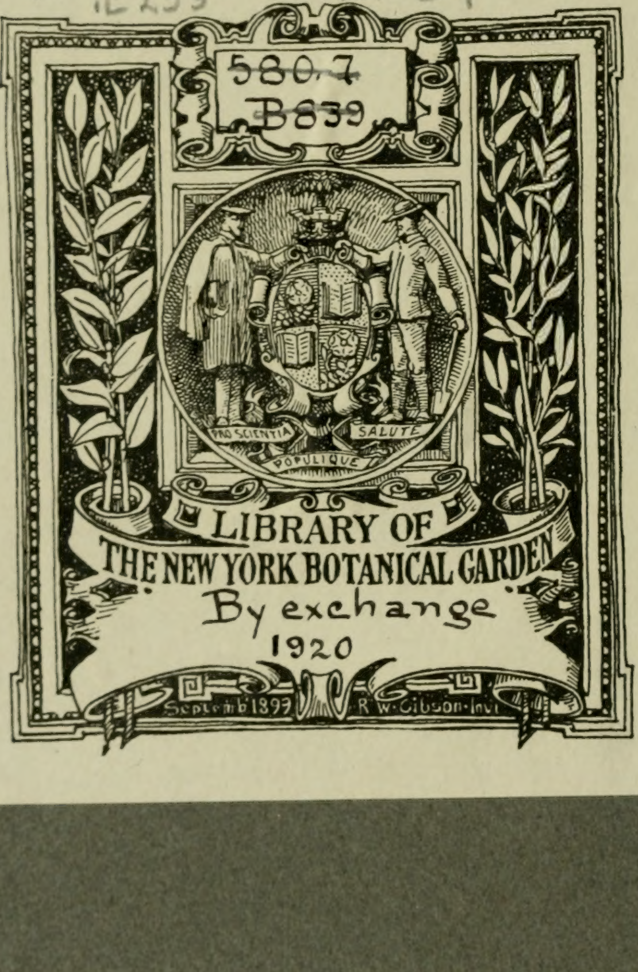
SHOUT
SHARE
IT

XR .E255 Tome 4


PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
Septemb 1897
R W Gibson Invt

~~580.7~~
~~B839~~

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
By exchange
1920

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

L. ERRERA

TOME IV

BRUXELLES
MAURICE LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
RUE COUDENBERG, 58-62

1920

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

L. ERRERA

TOME IV

BRUXELLES
MAURICE LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
RUE COUDENBERG 58-62

1920

XR
.E255
Tome 4

M. HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE
Rue de Louvain, 112
BRUXELLES

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME IV.

Pages.

LÉO ERRERA, *Sur la loi de la conservation de la vie* 1

(*Revue philosophique de la France et de l'étranger*, t. XXXII, octobre 1891.)

LÉO ERRERA, *Essais de philosophie botanique* 15

I. L'optimum 17

(*Revue de l'Université de Bruxelles*, t. I, avril 1896.)

LÉO ERRERA, *Tous les êtres vivants ont-ils besoin d'oxygène libre?* (1). *Note additionnelle à « L'optimum »* (2). *A propos d'un travail récent de M. Beijerinck* 43

(1) (*Revue de l'Université de Bruxelles*, t. III, juillet 1890.)
(2) (*Revue de l'Université de Bruxelles*, t. I, avril 1896.)

LÉO ERRERA, *Pourquoi les éléments de la matière vivante ont-ils des poids atomiques peu élevés?* 47

(*Malpighia*, anno I, fasc. I, 1886-1887.)

LÉO ERRERA, *A propos des éléments de la matière vivante*. . 61

(*Malpighia*, t. I, fasc. X-XI, 1887.)

LÉO ERRERA, *Essais de philosophie botanique* 63

II. A propos de génération spontanée 63

(*Revue de l'Université de Bruxelles*, t. V, 1899-1900.)

LÉO ERRERA, *Hérédité d'un caractère acquis chez un Champignon pluricellulaire d'après les expériences de M. le Dr Hunger, faites à l'Institut botanique de Bruxelles* 87

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (*Classe des sciences*), n° 2, pp. 81-102, 1899.)

Pages.

Léo ERRERA, *Pourquoi dormons-nous?* 105

(*Bulletin de la Société d'Anthropologie de Bruxelles*, t. V, 1886-1887.)
(*Revue scientifique*, 23 juillet 1887.)

Discussion 133

Léo ERRERA, *Sur le mécanisme du sommeil. Aperçu critique.* 141

(*Bulletin de la Société d'Anthropologie de Bruxelles*, t. XIV, 1895-1896.)

Discussion 159

Léo ERRERA, *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes* 165

(*Bulletin des séances de la Société belge de Microscopie*, t. XIII, n° 1, séance du 30 octobre 1886.)
(*Comptes rendus* de l'Académie des Sciences de Paris du 2 novembre 1886.)

Léo ERRERA, *Ueber Zellformen und Seifenblasen.* 169

(*Tageblatt du Congrès des naturalistes et médecins allemands de Wiesbaden*, 1887.)
(*Botanisches Centralblatt*, Bd XXXIV, p. 395, 1888.)

Léo ERRERA, *Mouvement protoplasmique et tension superficielle* 175

(*Bulletin de la Société belge de Microscopie*, t. XIV, pp. 43-46.)

Léo ERRERA, *Une expérience sur l'ascension de la sève dans les plantes* 179

(*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XXV, 2e partie, 1886.)
(*Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd IV, 1886.)

Léo ERRERA, *Remarques sur la toxicité moléculaire de quelques alcools. A propos des recherches de M. le Dr Vandevelde.* 189

(*Bulletin de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, séance du 5 février 1900.)

G. CLAUTRIAU, *Sur la variation du point de coagulation des albuminoïdes avec démonstrations expérimentales* 203

(*Bulletin de la Société belge de Microscopie*, t. XVIII, p. 157, 1892.)

TOME IV, 1899.

Pages

É. DE WILDEMAN, *Étude sur l'attache des cloisons cellulaires.* 205

(*Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers, Académie des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique*, t. LIII, 1893.)

Mousses (pl. I) 220
Rhizoïdes. 221
Paraphyses (pl. II, fig. 1-9 et 45). 226
Feuilles anthéridies (pl. II, fig. 15-16) 227
Hépatiques (pl. II, fig. 10-14) 229
Characées (pl. II, fig. 17-33). 232
Rhizoïdes. 232
Anthéridies 236
Phaeophycées 240
Sphacélariées (pl. III; pl. IV, fig. 1-10). 240
Fucus (pl. II, fig. 40-44) 256
Ectocarpus (pl. II, fig. 34-39) 257
Taonia atomaria (pl. IV, fig. 24-25) 258
Dictyopteris polypodioides (pl. IV, fig. 28-29). 261
Dictyota dichotoma (pl. IV, fig. 16-22) 262
Floridées 268
Nitophyllum punctatum (pl. IV, fig. 36-46). 268
Delesseria hypoglossum 271
Ballia callitricha (pl. V, fig. 1-7). 276
Phanérogames 281
Feuilles et stomates (pl. V, fig. 8-32) 281
Explication des planches. 291

É. DE WILDEMAN, *Sur l'attache des cloisons cellulaires chez les végétaux* 301

(*Bulletin de la Société belge de Microscopie*, t. XXI, 1895.)

LÉO ERRERA, *Sur des appareils destinés à démontrer le mécanisme de la turgescence et le mouvement des stomates* . 311

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XVI, no 11, 1888.)

Explication de la planche 323

Pages

Léo ERRERA, *Die grosse Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces* 325

(*Botanische Zeitung*, nos 32 et 36, 1884.)

Tabellen 332

Erklärung der Tafel 365

Émile LAURENT, *Étude sur la turgescence chez les Phycomyces* 367

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. X, no 7, 1885.)

Variations dans la turgescence 369

Variations de degré d'extension de la membrane 373

Variations dans la nutrition 377

Conclusions 378

Variations de position de la zone de grand accroissement 379

Émission des gouttelettes d'eau 380

Rapport entre la croissance et le raccourcissement provoqué par les solutions salines 380

Région extensible basilaire 385

G. BULLOT, *Sur la croissance et les courbures du* Phycomyces nitens 387

(*Annales de la Société belge de Microscopie* [Mémoires], t. XXI, 1897.)

I. Distribution du protoplasme au niveau des courbures héliotropiques et géotropiques du filament sporangifère 387

II. Effets de l'ablation du sporange pendant la quatrième période de croissance 391

III. Sur l'action réciproque de deux myceliums qui se rencontrent . 396

IV. Sur quelques phénomènes relatifs aux filaments sporangifères . 398

Explication de la planche 404

Pages.

Note de M. Léo ERRERA présentée par M. Ph. VAN TIEGHEM, *Expériences relatives à l'action des rayons X sur un Phycomyces* 407

(*Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, t. CXXII, nº 13 [30 mars 1896], p. 787.)

É. DE WILDEMAN, *Sur le thermotaxisme des Euglènes* 409

(*Bulletin des séances de la Société belge de Microscopie*, t. XX, p. 245.)

Fr. VAN RYSSELBERGHE, *Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu* 421

(*Mémoires couronnés et autres mémoires de l'Académie royale de Belgique*, t. LVIII, 1899.)

Sommaire 421

Jean MASSART, *Sur l'irritabilité des Noctiluques* 521

(*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1893.)

- Excitants des Noctiluques 523
  - *A*. Excitants mécaniques 523
    - 1º Déformation du corps 524
    - 2º Vibration des cellules 524
  - *B*. Excitants physiques 525
    - 1º Température 525
    - 2º Concentration 525
  - *C*. Excitants chimiques 526
- Modificateurs de l'irritabilité 529
  - *A*. Modificateurs mécaniques 529
  - *B*. Modificateurs physiques 530
    - 1º Température 530
    - 2º Concentration 533
    - 3º Lumière 534
  - *C*. Modifications chimiques 537
- Résumé 537

Pages.

Jules BORDET, *Contribution à l'étude de l'irritabilité des spermatozoïdes chez les Fucacées* 539

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XXVII, n° 6, pp. 888-896, 1891.)

Jean MASSART, *La loi de Weber vérifiée pour l'héliotropisme d'un Champignon* 549

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XVI, n° 12, 1888.)

Jean MASSART, *Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines* 559

(*Archives de Biologie*, 1889, t. IX, fasc. 4, p. 515.)

Sensibilité à la concentration 559

A. Bactéries 560

B. Infusoires flagellés 570

C. Hydres 571

D. Grenouille 572

E. Homme 575

Adaptation aux solutions concentrées 581

A. Bactéries 581

B. Flagellate 583

C. Infusoires ciliés 584

D. Hydre verte 591

Appendice 594

Jean MASSART, *La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins* 605

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XXII, n° 8, pp. 148-158, 1891.)

Pages.

Jean MASSART, *La sensibilité à la gravitation* 615

(*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XXII, no 8, pp. 158-167, 1891.)

Bactéries 617

Flagellates 618

Infusoires ciliés 621

Jean MASSART, *La sensibilité tactile chez les organismes inférieurs* 623

(*Journal de la Société royale des Sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, t. XCII, 1891.)

Léo ERRERA, *Note sur la fécondation du « Geranium phaeum »* 633

(*Compte rendu de la séance mensuelle du 11 janvier 1879 de la Société royale de Botanique de Belgique.*)

Ed. HECKEL, *Réponse à une note de M. Léo Errera sur la fécondation dans le genre Geranium* 641

(*Compte rendu de la séance mensuelle du 1er mars 1879 de la Société royale de Botanique de Belgique.*)

Léo ERRERA, *Réponse à cette note* 642

(*Compte rendu de la séance mensuelle du 1er mars 1879 de la Société royale de Botanique de Belgique.*)

Léo ERRERA, *Un moyen simple de constater la fécondation croisée chez les Primevères* 647

(*Compte rendu de la séance mensuelle du 5 février 1881 de la Société royale de Botanique de Belgique.*)

Jean MASSART, *Les Végétaux épiphylles* 649

(*Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, supplément II, pp. 103 à 108, 1898.)

SUR

LA LOI DE LA CONSERVATION DE LA VIE

PAR

L. ERRERA (¹)

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

Preyer est assurément un des esprits les plus ingénieux, les plus sympathiques de ce temps. Les idées originales lui viennent en foule, et le paradoxe n'est pas pour l'effrayer. Ajoutez à cela une verve étincelante, un style vivant et coloré, et vous comprendrez quel plaisir on éprouve à le lire et à le suivre. On est fasciné.

Mais lorsque, ensuite, une vision plus calme succède à l'éblouissement, on en vient à se demander si le terrain sur lequel il vous a transporté est bien solide. N'y a-t-il point quelques réserves à faire? Les brillantes constructions qu'il nous montre sont-elles des mirages ou des réalités?

Telles sont les questions que provoque de nouveau un article remarquable publié par Preyer dans le *Naturwissenschatliche Wochenschrift* du 8 mars dernier, sous ce titre : *La loi de la conservation de la vie.* Comme la *Revue scientifique* vient d'en donner une traduction française dans son numéro du 6 juin, le moment semble opportun pour présenter quelques remarques que cette lecture suggère.

(¹) Ce travail a paru dans la *Revue philosophique de la France et de l'étranger*, t. XXXII, octobre 1891.

DEC 29 1920

I.

Depuis que le grand principe de la conservation de l'énergie nous a familiarisés avec la notion d'une perpétuité immatérielle, on a vu, plus d'une fois, la vénérable hypothèse de l'immortalité de l'âme quitter les hauteurs de la métaphysique et faire son apparition dans les sciences, sous une forme quelque peu rajeunie.

Un chimiste américain de mérite, Josiah P. Cooke, place sur la même ligne la conservation de la matière, de l'énergie et de l'intelligence. Après avoir rappelé ces deux vérités : « La matière est indestructible, et elle est mesurée par le poids ; l'énergie est indestructible, et elle est mesurée par le travail, » il ajoute : « L'intelligence est indestructible, et elle est mesurée par l'adaptation (1) ».

Il ne cache point d'ailleurs ses préoccupations religieuses, et il se dispense, dans le passage cité, de donner une démonstration de ce prétendu principe.

Il est permis de se demander s'il n'y a pas aussi quelque réminiscence métaphysique dans le dernier travail de Preyer. Non point sans doute qu'il l'avoue au lecteur ou seulement qu'il se l'avoue à lui-même. Mais peut-être un vague souvenir des idées de force vitale et d'éternité de l'âme existe-t-il chez lui à l'état latent, dans ces domaines obscurs de l'intelligence où s'élaborent à notre insu nos idées.

Preyer cherche à établir que la vie, comme la matière et comme l'énergie, est indestructible. *Vita non evanescit.* Rappelons sa démonstration.

D'après le principe de la conservation de la matière, la quantité totale de la matière dans l'univers est constante. Elle se compose de deux parties : la matière qui est actuellement vivante et celle qui ne l'est pas. Si l'on désigne la première par le symbole Mz, la seconde par M*n*, on a donc, avec Preyer :

---

(1) J. P. Cooke, *The new Chemistry.* (International scientific Series, 1874, p. 208.)

$$Mz + Mn = \text{constante} = C \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad [1]$$

La matière brute M*n* contient, entre autres choses, les aliments pour les êtres vivants. Plus il y a de ces matériaux assimilables en un endroit donné, plus les plantes vont s'y développer, et, après elles, les animaux : plus il y a de M*n*, plus il va se former de Mz. La vitalisation sera active.

Mais bientôt cet épanouissement de la vie aura réduit et le stock alimentaire et la place disponible. Alors le spectacle change. Plantes et animaux sont à l'étroit, se gênent mutuellement, se refoulent, se font une concurrence implacable. Beaucoup d'organismes dépérissent et meurent. Une grande quantité de substance vivante Mz retombe à l'état de substance inerte M*n* : la provision d'aliments se trouve reconstituée; la mort a refait de la place pour la vie. Aussi les êtres vivants vont-ils nécessairement prospérer, croître et se multiplier de nouveau. Il se produit de cette manière, suivant Preyer, de continuelles vicissitudes de vitalisation et de mortalité.

D'une part, le développement extrême de la vie conduit à la mort, à l'augmentation de la matière inerte; de l'autre, l'abondance de la matière inerte, M*n*, entraîne après elle un développement actif d'êtres vivants et, par conséquent, de matière vivante, Mz.

Preyer va plus loin. Il admet non seulement que ces deux quantités varient dans le même sens, mais encore que leurs variations sont proportionnelles. « Mz ne varie que proportionnellement à M*n*. » Ce qu'il traduit par la formule :

$$\frac{Mz}{Mn} = K \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad [2]$$

ou, comme il dit, « le rapport de la quantité totale de matière vivante à la quantité totale de matière non vivante qui existe en même temps, oscille autour d'une constante K. »

De ces deux équations à deux inconnues, on déduit facilement que Mn et Mz sont tous deux constants. Et Preyer de conclure :

« La quantité de matière formant toutes les parties vivantes de tous les organismes vivants de l'univers est invariable. » Mais cette matière vivante, qu'est-elle sinon le *protoplasme?* L'auteur arrive ainsi à donner à sa loi cette forme concise : « La quantité totale de protoplasme vivant dans l'univers est invariable ».

Arrêtons-nous et voyons ce que dit la froide observation devant cette conclusion inattendue.

Lorsque je parle de la conservation de la matière, ce terme a un sens précis. Sans doute, comme le remarque Preyer, l'exactitude d'une telle loi ne saurait être démontrée d'une façon absolue. Mais ce que l'on veut dire par là n'en est pas moins fort clair. Cela signifie que si l'on brûle, par exemple, un morceau de charbon dans l'oxygène, il y a, *ipso facto*, apparition d'une substance nouvelle, l'anhydride carbonique, dont le poids représente la somme des poids disparus d'oxygène et de carbone. Le résultat est immédiat; il est direct : le carbone et l'oxygène ne disparaissent comme tels, que pour entrer dans la nouvelle combinaison. Toute expérience comporte évidemment des causes d'erreur; une pesée n'est jamais idéalement exacte. Nous l'accordons volontiers. Mais ce que nous savons aussi, c'est que plus nous apportons de soin à notre expérience, plus notre pesée est minutieuse, plus aussi la concordance entre les poids sera parfaite.

Il en est de même pour le principe de la conservation de l'énergie. Sa signification n'est pas douteuse. Une balle de plomb qui tombe sur le sol, s'échauffe. Une certaine forme d'énergie — le mouvement — a été détruite; une autre forme — la chaleur — prend sa place. L'une ne disparaît qu'en donnant naissance à une quantité équivalente de l'autre. Encore une fois, les mesures les plus exactes ne nous fourniront jamais une proportionnalité mathématique entre le mouvement perdu et la chaleur acquise; mais plus nous nous attacherons à tenir compte de la chaleur communiquée au sol, à l'air ambiant, aux appareils de mesure, plus aussi nous approcherons de l'équivalence théorique.

Telles sont les notions très nettes que la chimie et la physique traduisent par la conservation de la matière et la conservation de l'énergie. La loi de la conservation de la vie a-t-elle, comme le pense son auteur, une précision et une portée analogues?

Voici un aquarium dans lequel s'épanouit la vie la plus active. Des Algues, les unes flottantes, les autres fixées aux cailloux du fond, remplissent l'eau de leurs filaments délicats. Parmi elles, des Hydres minuscules, des Planorbes, des Limnées, d'agiles Daphnies évoluent incessamment, tandis que des Poissons rouges vont et viennent dans ce petit monde dont ils sont les rois incontestés. Eh bien! il me suffit de verser quelques gouttes d'une solution concentrée de sublimé corrosif pour tuer tout cela. Le mouvement cesse, l'activité est arrêtée net. Non seulement tous les êtres visibles sont morts, mais encore les organismes microscopiques, les Infusoires, les Bactéries. Aussi longtemps qu'il me plaît de laisser le sublimé dans l'eau de l'aquarium, toute la vie reste détruite et aucune vie nouvelle ne peut éclore. Le carbone, tantôt, ne disparaissait que pour produire de l'anhydride carbonique; le mouvement de la balle de plomb se transformait immédiatement en chaleur. Ici, rien de semblable. Il y a eu bel et bien disparition de vie, et il n'y a point de vie nouvelle qui surgisse comme un résultat direct, nécessaire. *Vita evanuit.*

Ce que nous pouvons faire expérimentalement, un accident peut l'accomplir sans nous. Un incendie, un coup de foudre, une éruption volcanique, une inondation détruisent des quantités considérables de matière vivante sans qu'une apparition équivalente d'organismes nouveaux en soit la conséquence *immédiate.*

Il est clair que la « loi de la conservation de la vie » ne saurait donc être mise sur la même ligne que les lois de la conservation de la matière et de la conservation de l'énergie.

II.

On a lu, dans les numéros de la *Revue scientifique* du 6 et du 27 juin, des critiques d'ordre mathématique que Gravelius et F.-V. H. adressent aux deux équations de Preyer. Malgré leur intérêt, ces objections ne me paraissent pas aller au fond même du problème. Elles tombent d'ailleurs, si les quantités Mz et Mn sont toutes deux des constantes, comme le prétend la loi de la conservation de la vie.

Mais il me semble possible, sans le moindre calcul, de toucher en quelque sorte du doigt le point précis où réside l'erreur du raisonnement de Preyer. Ou je me trompe fort, ou le sophisme consiste essentiellement en ceci : *le symbole* Mz, *dans les deux équations, ne représente point la même chose.*

Dans la première équation, les quantités Mz et Mn sont, l'une, la somme des matières vivantes, l'autre, la somme des matières inertes, *existant en même temps,* à un moment précis. Supposons qu'au moment considéré, Mn soit très grand dans une certaine région du globe, c'est-à-dire qu'il y ait là abondance d'aliments disponibles. J'admets avec Preyer qu'il en résultera (presque toujours) un grand développement de vie, un accroissement notable de Mz. Mais cet accroissement ne se fera que peu à peu, aux dépens mêmes de Mn. La valeur élevée de Mz qui serait nécessaire pour que la proportionnalité globale Mz : Mn = K eût lieu, cette valeur n'est pas du tout contemporaine de la valeur élevée de Mn : elle lui est postérieure. Pour une valeur déterminée de la matière inerte Mn, le symbole Mz dans l'équation [1] représente donc un état simultané, dans l'équation [2] un état consécutif.

En d'autres termes, l'équation Mz : Mn = K signifie que les masses totales de matière vivante et de matière non vivante varient sans cesse proportionnellement l'une à l'autre. Or, c'est le contraire qui est vrai. Qu'une catastrophe quelconque survienne, il va de soi qu'*en cet instant précis* il y a destruction de beaucoup de vie, sans aucune naissance pour la compenser. C'est seulement *plus tard* que de nouveaux êtres vivants se développeront grâce à cet accroissement du stock nutritif non vivant. Pour chaque instant, les variations de Mz et de Mn, loin d'être proportionnelles, comme le veut Preyer, sont donc inverses l'une de l'autre.

Une comparaison se présente naturellement à l'esprit. Elle nous est fournie par cette circulation grandiose de l'eau à la surface du globe que Shelley et M^me^ Ackermann ont dépeinte en vers admirables. Sans cesse, l'énergie solaire pompe l'eau de l'Océan, l'élève sous forme de vapeur qui se réunit en nuages, transportés au loin par les courants de l'atmosphère. Les nuages se résolvent en pluie, retombent sur la Terre, forment les ruisseaux, les rivières et les fleuves, et retournent ainsi peu à peu à l'Océan d'où ils viennent.

Il y a donc toujours de l'eau liquide et de l'eau vaporisée : celle-ci dérive de celle-là et la régénère à son tour, tout comme la matière vivante a sa source dans la matière inerte, et y retourne. A chaque instant, si l'on envisage toute la Terre, des nuages naissent et des nuages meurent. En faut-il déduire, à l'exemple de Preyer, une loi de la conservation des nuages, d'après laquelle la quantité totale de vapeur d'eau serait invariable? Non, sans doute. Lorsqu'il pleut ici, la quantité de vapeur d'eau diminue, et l'on n'aperçoit aucun motif pour qu'à ce même moment une quantité équivalente d'eau liquide se vaporise ailleurs. C'est un cycle : la même eau sert indéfiniment, mais rien n'empêche qu'il n'y ait, suivant les circonstances, un peu plus de vapeur ou un peu plus de liquide.

De même, il y a une circulation de la matière, qui passe de l'inorganique aux organismes, pour retourner à l'inorganique, incessamment. Mais rien n'oblige à admettre une équivalence perpétuelle entre la somme des naissances et des décès de protoplasma. Il existe un *cycle vital,* mais non une constance de la somme de vie.

III.

Que reste-t-il de la prétendue loi ? Que l'univers est fort grand, qu'il est à peu près dans un état d'équilibre et que, par conséquent, les changements qui s'accomplissent en lui à chaque instant sont comme noyés dans son immensité. Il y a loin de cette vérité modeste aux grands principes de la conservation de la matière et de la permanence de l'énergie.

Preyer lui-même paraît du reste s'être aperçu que sa loi n'a rien de bien rigoureux. Car tout en écrivant $Mz : Mn = K$, il traduit cette égalité par la phrase que j'ai déjà citée : « Le rapport de la quantité totale de matière vivante à la quantité totale de matière non vivante qui existe en même temps oscille autour d'une constante K. » La fixité et l'oscillation, ce n'est cependant pas tout à fait la même chose. Malgré cela, l'auteur raisonne, à plusieurs reprises, dans la suite, comme s'il s'agissait d'une égalité véritable.

Il n'est pas mauvais de revenir à notre comparaison de tantôt. Nous ne savons pas si le total d'eau liquide sur la Terre est à peu près constant, ou s'il varie d'un siècle à l'autre. Mais il y a tant d'eau ici-bas, et les conditions de climat depuis les temps historiques ont assez peu changé pour que l'on admette volontiers une quasi-constance de la masse totale d'eau liquide. Cela n'autorise pas le moins du monde à faire de cette quasi-constance une loi naturelle. Pour s'en convaincre, il suffit d'embrasser d'immenses périodes de temps. D'après les témoignages concordants de l'astronomie, de l'astrophysique, de la géologie, la Terre a débuté par une phase d'incandescence qui ne permettait point à l'eau de subsister à l'état liquide. La quasi-constance de la quantité d'eau liquide n'est donc qu'une illusion, qui se dissipe lorsque l'on porte les regards assez loin en arrière.

C'est aussi en remontant dans le passé que l'on aperçoit le mieux l'inexactitude de la loi de Preyer, et que l'illusion d'une constance ou d'une quasi-constance de la vie s'évanouit complètement. Je ne parle même pas de l'époque carbonifère, pendant laquelle vivaient les plantes dont les cadavres devinrent la houille. Certes, la vie végétale devait être alors plus intense que de nos jours. Mais on pourrait, à la rigueur, supposer que le règne animal était d'autant moins développé. Remontons encore plus haut. La température excessive de la Terre à l'origine, incompatible avec l'eau liquide, ne se concilie pas davantage avec l'existence d'êtres vivants comparables à ceux que nous connaissons. Preyer n'a-t-il pas, jadis, prononcé lui-même cette parole : « Sans humidité, point de vie (¹)? » La Terre, comme on dit en géologie, a dû passer par une période *azoïque*. Et les premiers organismes ont dû y apparaître, à un moment donné, comme apparut un jour la première goutte d'eau.

Si l'on accueille les conclusions des astronomes et des astrophysiciens, des géologues et des paléontologistes, la vie a donc eu un commencement sur notre globe; elle s'est épanouie, elle pourra décliner et disparaître un jour, et il ne saurait être question d'une loi d'après laquelle elle se conserverait, constante et indestructible.

IV.

Mais Preyer, qui est, comme je l'ai dit, un esprit singulièrement ingénieux et fertile en ressources, ne manquerait pas de nous répondre, qu'il n'accepte point la période azoïque des géologues. D'après lui, la vie n'a point eu de commencement.

C'est même là une de ses théories les plus hardies.

Dans ses *Hypothèses sur l'origine de la vie* (²), il discute d'abord la génération spontanée. Il la repousse comme extrêmement improbable. Il examine ensuite l'hypothèse du peuplement de notre planète grâce à des germes extra-terrestres, des *cosmozoaires*,

---

(¹) *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*, p. 13.

(²) *Deutsche Rundschau*, avril 1875, et *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*. Berlin, 1880, pp. 33 et suivantes.

comme il les appelle, apportés ici-bas par les aérolithes ou les poussières cosmiques. Sans rejeter cette idée d'une façon absolue, il la déclare peu satisfaisante. Mais alors, comment résoudre le problème ? C'est bien simple : en le supprimant. Au lieu de partir de l'éternité de la matière inerte pour expliquer l'origine des premiers êtres vivants, Preyer admet l'éternité de la vie. Ce qui est récent, ce dont il faut expliquer l'origine, ce n'est plus l'organique, mais bien l'inorganique : l'inorganique, c'est de la matière morte, et ce qui est mort, ne peut être que le résidu de ce qui a vécu (1). Observons en passant que si la vie seule est éternelle, si l'inorganique a eu un commencement dans le temps (2), cela suffit à renverser la prétendue loi d'après laquelle M*n* comme M*z* est éternel et constant. Mais glissons.

A l'époque où la Terre était ignée, il n'y avait évidemment rien de semblable aux organismes actuels. Aussi Preyer suppose-t-il des organismes formés de tout autres substances, des *pyrozoaires* pourrait-on dire : « des organismes gigantesques et incandescents, dont l'haleine était peut-être de la vapeur de fer enflammée, dont le sang était du métal en fusion, et à qui des météorites servaient peut-être de nourriture (3) ». Et de même que les calcaires fossiles sont les restes d'animaux très anciens analogues à ceux qui existent encore, les métaux lourds, les basaltes, les granits, sont pour Preyer les cadavres de ces organismes primordiaux.

L'idée, assurément, a quelque chose d'épique, et cette façon de tourner la difficulté déroute à première vue. Mais on avouera qu'il y a dans tout cela beaucoup d'hypothèse — et assez peu de vraisemblance. Si Preyer admet que la Terre a été en fusion ignée (4), il doit admettre aussi, avec la cosmogonie de Kant et de Laplace, qu'elle a d'abord été gazeuse. Et des organismes gazeux, c'est là une notion tellement contradictoire que je doute si l'esprit le plus paradoxal osera aller jusqu'à la soutenir.

---

(1) *Das Dogma der Urzeugung* (Naturw. Thats. und Probl., pp. 304, 318); — et *ibid.*, p. 52.

(2) *Naturw. Thats. und Probl.*, pp. 62, 51 et *passim.*

(3) *Naturw. Thats. und Probl.*, p. 60.

(4) *Naturw. Thats. und Probl.*, p. 35.

Nous répondra-t-on, par hasard, que Preyer va bien jusqu'aux organismes ignés, mais qu'il recule devant les organismes gazeux? Nous retomberions alors dans la génération spontanée ou tout au moins dans les *cosmozoaires* — c'est-à-dire dans l'une des deux hypothèses auxquelles il veut précisément nous soustraire.

V.

Acceptons cependant les pyrozoaires, et l'éternité de la vie, et l'origine organique de la matière inorganique. Cela sauvera-t-il la « loi de la conservation de la vie » ?

Voyons. Le stock alimentaire était donc jadis bien différent de ce qu'il est maintenant et les organismes étaient formés d'une tout autre pâte. Ce que Preyer désigne par Mz était tout autrement délimité qu'à présent. Comment croire, si ce n'est par la plus gratuite des suppositions, que la quantité totale de ce protoplasme si différent du nôtre fût exactement égale au protoplasme qui constitue les animaux et les plantes de l'an de grâce 1891? Quel lien établir entre choses si disparates? Quelle est la mystérieuse équation qui empêche les organismes d'aujourd'hui d'engendrer un peu plus ou un peu moins de protoplasme qu'il n'y avait de métal fondu et de basalte vivant dans les pyrozoaires chimériques des âges pré-cambriens?

Vraiment, il faut accumuler à plaisir hypothèse sur hypothèse pour donner un semblant de base à la prétendue loi.

Cette formule : « *La quantité totale de protoplasme vivant dans l'univers est invariable* », n'a plus de sens quand on cherche à l'appliquer aux pyrozoaires imaginés par Preyer, puisque nous ne savons pas du tout ce qui méritait le nom de « protoplasme vivant » à cette époque fabuleuse. Mais elle n'a pas davantage une signification précise pour les organismes actuels. Toute la masse qui compose un être vivant n'est pas vivante. Preyer le sait bien, et il a soin de nous dire que les coquilles, les produits épidermiques, les concrétions, et aussi les plantes et les animaux en état de vie latente, les germes, les œufs dont le développement n'a pas encore commencé, rentrent dans sa catégorie M*n* et non dans la catégorie M*z*. Celle-ci n'embrasse « que les parties vivantes des êtres en cours de développement, soit progressif, soit régressif, dans lesquelles se manifestent les phénomènes de la vie ». Cette définition comprend-elle les membranes cellulaires, le contenu des vacuoles, les noyaux? S'applique-t-elle au moins à tout ce que l'on a coutume de désigner sous le nom de protoplasme cellulaire ou de cytoplasme? Un grain d'amidon, un grain protéique, un grain de chlorophylle, renfermé dans le protoplasme, sont organisés; mais sont-ils vivants?

Nous n'avons pas de critérium absolu qui nous permette de dire pour chaque granule de protoplasme : « Celui-ci est vivant, celui-là ne l'est point. » Cependant, si la loi de Preyer est vraie, si la quantité totale de vie dans l'univers est, suivant ses expressions, « aussi constante que les quantités totales de matière et d'énergie, » il n'y a pas à dire : il faut pouvoir la mesurer, il nous faut savoir pour chaque granulation protoplasmique si elle est vivante ou non.

En tout cas, puisque ce ne sont pas les mêmes éléments qui constituaient la matière vivante à l'époque des organismes ignés et aujourd'hui, la prétendue constance ne s'applique à rien de concret. Cette *quantité totale de vie*, qui se conserve et qui ne change jamais, est un fantôme insaisissable, une entité mystérieuse, une véritable force vitale. Est-ce à cela que l'on veut nous ramener?

VI.

Grâce à l'obligeance de Preyer, je viens de recevoir le discours qu'il a prononcé le 23 mars dernier à la Société de chimie à Berlin (¹). Ce n'est pas le moment d'examiner à fond la

---

(¹) *Die organischen Elemente und ihre Stellung im System.* Wiesbaden, 1891.

nouvelle hypothèse que l'auteur présente avec son talent habituel. J'en veux seulement tirer un argument pour la question qui nous occupe.

Reprenant l'idée de Prout et de Norman Lockyer, que Gustave Wendt a développée récemment, Preyer pense que les différents corps simples de la chimie sont nés peu à peu, les uns des autres. Tous proviendraient en dernière analyse d'un très petit nombre d'éléments ancestraux ou même d'une matière primordiale unique (*Urmaterie*). Le système périodique de Mendeleïeff doit être remplacé par un *système génétique*, véritable arbre généalogique des éléments.

Eh bien ! cette hypothèse exclut celle de l'éternité de la vie. Car la vie supppose nécessairement des changements physiques et chimiques complexes, absolument inconcevables dans une *Urmaterie*, dans une substance primitive et simple. « Quelque chose qui est composé peut seul avoir des fonctions physiologiques ou vivre. » La phrase n'est pas de moi : elle est de Preyer lui-même (1).

Tout comme la conservation de la vie, l'éternité de la vie telle que l'entend l'éminent physiologiste de Berlin, ne nous paraît donc pas autre chose qu'un brillant mirage. De quelque côté qu'on les envisage, ces prétendues lois aboutissent à des contradictions, à des hypothèses arbitraires, à d'insurmontables difficultés. La démonstration de l'auteur repose, à notre sens, sur l'emploi du même symbole pour désigner deux quantités différentes. Les sciences géologiques et astronomiques s'élèvent contre l'éternité de la vie dans le passé, tout au moins pour notre système solaire, le seul sur lequel il soit possible de risquer une hypothèse sérieuse. Et un flacon de sublimé corrosif suffit pour réfuter l'indestructibilité de la vie.

—

En relisant cet article, je m'aperçois que j'ai un peu l'air de prendre Preyer à partie. En réalité, c'est là encore une façon d'hommage à son mérite incontesté. C'est parce que ses idées sont originales, suggestives, séduisantes, que ceux qui ne les partagent pas ont le devoir de les discuter pied à pied. Mais je n'aurai réussi à bien rendre ma pensée que si le lecteur découvre, sous toutes mes critiques, une vive et sincère admiration.

---

(1) *Der Lebensbegriff.* (Naturw. Thats. und Probl., p. 316.)

Juin 1891.

ESSAIS

DE

PHILOSOPHIE BOTANIQUE

PAR

L. ERRERA (¹).

Dans un de ses spirituels dessins, Félicien Rops a représenté un vieux bonhomme, emmitouflé dans une robe de chambre, les yeux ombragés par un abat-jour vert, environné d'animaux empaillés, et qui a l'air empaillé comme eux. Il regarde à la loupe une petite fleur d'œillet — *Dianthus splendens,* famille des Caryophyllées, au dire de la légende inscrite sous le dessin — et il se prépare à la sécher pour son herbier.

Voilà à peu près l'image que le mot de Botanique évoque à l'esprit de la plupart des gens, même des plus instruits. Il leur semble que ce soit, suivant une définition célèbre, l'art d'écraser des plantes entre des feuilles de papier brouillard et de les injurier en grec et en latin.

Que certains collectionneurs d'herbe sèche n'y voient pas autre chose, nous voulons bien l'admettre, encore que cela soit douteux. Mais ce n'est point là faire de la Botanique. La Botanique a d'autres visées et une portée plus haute. Il n'est peut-être pas inutile d'y insister. Deux grandes avenues parallèles conduisent à la connaissance de la vie : les zoologistes parcourent l'une, les botanistes

---

(¹) Ce travail a paru dans la *Revue de l'Université de Bruxelles,* t. Ier, avril 1896.

l'autre, et chaque fois qu'une lumière nouvelle éclaire l'un de ces chemins, une clarté se projette sur la route voisine. Les progrès, de part et d'autre, sont étroitement solidaires.

C'est en examinant au microscope un morceau de bouchon que Robert Hooke, en 1667, vit pour la première fois ces chambrettes qu'il appela des cellules, et le terme fut étendu plus tard aux tissus animaux. Au siècle suivant, Linné embrasse d'un seul coup d'œil les animaux et les plantes, soumet les deux règnes à une classification méthodique et applique à tous deux la nomenclature binaire. Quand Lavoisier eut expliqué les échanges gazeux des animaux et reconnu dans la respiration une véritable combustion, aussitôt ses découvertes immortelles eurent leur écho dans la physiologie végétale, et, grâce à Ingen-Housz, Senebier et de Saussure, les échanges gazeux des plantes furent élucidés à leur tour.

De même que la notion de cellule, la théorie cellulaire est née de l'étude des végétaux : Schwann s'est toujours plu à reconnaître que les observations de Schleiden lui avaient montré la voie. Si la substance organisée que nous appelons *protoplasme* a été d'abord clairement caractérisée chez les Protozoaires par Dujardin, c'est dans les végétaux que Robert Brown distingua le *noyau* et le signala comme élément constant de la cellule. Faut-il rappeler les progrès inespérés que l'étude du noyau a faits depuis une vingtaine d'années, la découverte de la caryocinèse, la découverte des centrosphères, toute cette série d'admirables travaux dus à l'effort combiné et à l'aide réciproque incessante des zoologistes et des botanistes? Il suffit de citer presque au hasard les noms d'Anton Schneider, de Balbiani, d'Auerbach, de Bütschli, de Fol, d'Édouard Van Beneden, de Schleicher, des frères Hertwig, de Flemming, de Boveri, d'une part; ceux de Tchistiakoff, de Russow, de Strasburger, de Schmitz, de Carnoy, de Guignard, de l'autre.

La pénétration du spermatocyte dans l'œuf a été constatée d'abord, en 1843, chez le Lapin, par Barry; mais c'est chez des Algues que Pringsheim a fait, en 1856, la première observation complète et décisive du phénomène de la fécondation.

N'est-ce pas enfin dans les travaux des botanistes, et surtout dans ceux de Sachs, que nous trouvons les premières données sur ce problème capital que l'on commence à peine à entrevoir en zoologie : l'étude des causes qui déterminent le contour et la structure de chaque être, qui font apparaître en tel point tel organe, ailleurs tel autre, les actions et les réactions mutuelles des parties organisées — en un mot, l'étiologie des formes vivantes?

Empruntant au vieux Linné ce titre de « Philosophie botanique », je voudrais donc aborder ici quelques-unes des questions de la Botanique moderne.

I. — L'OPTIMUM (1).

Parmi les grands problèmes qui s'imposent à toute méditation, il n'en est pas de plus grand, il n'en est pas de plus passionnant que l'énigme de la vie. Zoologistes et botanistes, physiologistes de la vie animale et de la vie végétale, rivalisent d'efforts dans cette étude, et je ne sais devant qui le problème se dresse avec plus de majesté.

Car, si le zoologiste est atterré par la complexité de l'organisation animale, par la vivacité des mouvements, par la variété déconcertante des actions nerveuses, le botaniste qui étudie une physiologie plus calme, plus lente, en aperçoit mieux peut-être les ressorts et éprouve comme une ferveur émue devant la sérénité d'un si grandiose spectacle. La vie de l'animal me paraît ressembler à un de ces tableaux de genre où des détails compliqués s'enchevêtrent en un fouillis de colorations et d'attitudes, alors que la vie du végétal rappelle plutôt une grande fresque, aux lignes sculpturales, aux tons discrets, à l'allure religieuse. Est-il, en effet, sous nos yeux, phénomène plus impressionnant dans sa régularité annuelle que le cycle de la végétation? Quand vient l'automne, les arbres de nos forêts se dépouillent de leurs feuilles comme d'une guenille usée, et chaque printemps les recouvre d'un nouveau manteau de verdure : aux rameaux engourdis, aux bourgeons qui éclosent, aux herbes qui ont hiverné, aux graines qui germent, partout, sous les premiers rayons d'avril, se fait la grande explosion printanière de la vie...

---

(1) Conférence faite au Cercle des Étudiants libéraux de l'Université de Bruxelles, le 27 mars 1896.

Pour qui aborde sans parti pris l'étude des phénomènes vitaux et compare le monde organique au monde inorganique, l'impression est d'abord celle d'une antithèse irréductible. Entre un caillou et le moindre des êtres vivants, y a-t-il rien de commun ? Il semble qu'aucun rapport d'aucune sorte ne puisse jamais être découvert entre eux. C'est sous l'empire de ce sentiment que Buffon regardait les animaux et les plantes comme formés d'une matière particulière : les *molécules organiques* (¹). Eh bien, à peine cette hypothèse était-elle émise que déjà elle se trouvait réfutée. A l'époque même de la mort de Buffon, la chimie commençait, avec Lavoisier, son essor prodigieux et elle ne tarda pas à établir que les êtres vivants sont constitués des mêmes corps simples que la terre, l'eau et l'air, et même, chose remarquable, des plus communs parmi ces corps.

(¹) Buffon, *Œuvres complètes*, édit. Flourens, t. Ier, pp. 435 et suiv.; III, 417 et suiv.; IX, 3.

Les molécules organiques sont, d'après Buffon (I, 438), « primitives et incorruptibles » ; aussi existe-t-il « une quantité déterminée de matière organique vivante que rien ne peut détruire » (III, 418; XII, 452). C'est la même idée que Preyer a récemment exposée et défendue avec tant d'ingéniosité; il la formule ainsi en langage scientifique moderne : « La quantité totale de protoplasme vivant dans l'univers est invariable. » (Voyez Preyer, *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*, 8 mars 1891). J'ai eu l'occasion d'indiquer déjà (*Revue philosophique* de Ribot, octobre 1891, et ce tome IV du *Recueil*, p. I.) pourquoi cette prétendue *loi de la conservation de la vie* me semble inadmissible.

Quoique Buffon insiste à plusieurs reprises sur l'antithèse entre la « matière vive » et la « matière brute » (*Œuvres*, IX, 3 et *passim*), il énonce ailleurs (I, 446) cette remarque, que « le brut n'est que le mort »; en d'autres termes, que les matières brutes ne seraient la plupart du temps que les débris et les parties mortes d'animaux ou de végétaux. Preyer dira de même (*Naturw. Thatsachen und Probleme*, 1880, pp. 304, 318, etc.) que l'inorganique est de la matière morte, c'est-à-dire le résidu de ce qui a vécu.

A défaut d'une matière spéciale, on continua du moins à supposer chez les êtres vivants une force qui leur fût propre. C'est la théorie de la *force vitale.* Tout ce qui semblait extraordinaire ou inexplicable lui était attribué, et l'on résolvait, en apparence, toutes les difficultés par l'introduction de ce terme, qui n'était pourtant, à y regarder de plus près, que le masque même de l'ignorance. Si les éléments constitutifs des organismes ne leur appartiennent pas d'une façon exclusive, ils s'y associent en des combinaisons que l'on ne retrouve point dans la nature inorganique. Ces combinaisons — pensait-on — ne pouvaient prendre naissance que sous l'influence de la vie. Mais là aussi, la chimie devait amener bientôt un bouleversement complet dans les idées régnantes. La synthèse mémorable de l'urée par Wöhler vint, dès 1828, faire une première brèche dans cette théorie, et depuis lors, jusqu'aux synthèses récentes de l'alcaloïde de la ciguë par Ladenburg et des sucres par Émile Fischer, toute la chimie organique moderne s'est élevée sur les ruines de la force vitale.

Nous voilà donc débarrassés et de la croyance en une matière organique particulière aux êtres vivants et de l'hypothèse d'une force spéciale qui leur serait inhérente. Gardons-nous de nous égarer maintenant dans de longues controverses sur la définition de la vie. Sans remonter trop loin, on réunirait cependant un choix piquant de formules bariolées, disant « tout et le contraire de tout, » à commencer par celle de l'*Encyclopédie* qui est un peu naïve : « La vie, c'est l'opposé de la mort, » pour finir par celle, bien plus profonde, de Claude Bernard : « La vie, c'est la mort (¹). » Laissons ces aphorismes dans les régions lointaines de la métaphysique. Comme ces autres notions fondamentales : le temps, l'espace, l'énergie, — la vie échappe probablement à une définition rigoureuse. Il nous importe bien plutôt d'en analyser les facteurs, d'en déterminer les lois et les conditions générales.

Mais la diversité est si grande parmi les êtres vivants qu'on doit

---

(¹) Claude Bernard, *Revue des Deux Mondes,* t. IX, 1875; Idem, *Leçons sur les phénomènes de la vie,* 1878, I, p. 41.

procéder avec une circonspection extrême. Tel produit, poison violent pour une espèce, est inoffensif pour une autre; telle température qui tue celui-ci est très bien supportée par celui-là. Il n'est pas jusqu'à cette constatation quotidienne que l'air est nécessaire à tout ce qui vit, qui ne soit, comme nous le montrerons tout à l'heure, sujette à quelques exceptions.

Faut-il alors se décourager? Faut-il dire que nous sommes sur un territoire où les lois n'existent pas, où le caprice règne en maître, où toute règle s'évanouit, et faut-il nous arrêter comme devant une énigme indéchiffrable?

Je crois, au contraire, qu'il est possible de dégager un certain nombre de conclusions générales applicables, sans exception connue, à tous les êtres vivants. Essayons. C'est surtout sur l'une des lois les plus importantes de la physiologie, la loi de l'optimum, que je voudrais attirer ce soir votre attention. Seulement, pour en apprécier la signification et la portée, nous devons rappeler d'abord quels sont les facteurs de la vie, quelles en sont les conditions fondamentales.

⁂

Au point de vue morphologique, les êtres vivants sont des mécanismes d'une merveilleuse délicatesse. Voici plus de deux siècles qu'on les regarde au microscope. Il semble qu'on doive avoir tout vu. Eh bien! non : on y observe encore constamment des rouages qui étaient ignorés, et les découvertes ne se ralentissent pas. Et de même que nos machines industrielles ne fonctionnent plus lorsque l'une des pièces de transmission a été brisée, ainsi l'accomplissement des phénomènes vitaux est lié à l'intégrité de la *structure* vivante.

Au point de vue dynamique, les êtres vivants sont en quelque sorte des corps explosibles (1) — des corps dans lesquels de l'énergie se trouve emmagasinée et qui peuvent la dégager, brusquement, sous une influence minime.

---

(1) L. Errera, *Pourquoi les éléments de la matière vivante ont-ils des poids atomiques peu élevés?* (Malpighia, I, 1, 1886, p. 12 du tiré à part. Voir aussi p. 47 dans ce tome IV du *Recueil*.) — Conf. Pflüger, *Physiologische Verbrennung, Nachtrag.* (Pflüger's Archiv, X, 1875, p. 641.)

D'où leur vient cette énergie? De la nourriture.

On appelle *aliments* les substances grâce auxquelles les organismes renouvellent leur réserve d'énergie, et on donne, en physiologie, le nom d'*excitants* aux agents extérieurs qui, amenant la mise en liberté d'une partie de cette énergie accumulée, provoquent, en un mot, l'explosion de l'être vivant.

La structure, les aliments, les excitants : un grand morceau de la physiologie tient déjà dans ces trois termes. Ajoutons-y seulement les conditions de milieu. Que doit-on entendre par là?

La poudre, mélange explosible, détone dans une atmosphère d'azote ou d'acide carbonique, aussi bien que dans l'air. Mais son explosion n'a pas lieu dans le vide : dans le vide, nous pouvons impunément la mettre en contact avec un corps incandescent. On sait aussi que la poudre mouillée ne « part » pas (1). Il y a donc des conditions ambiantes sans lesquelles la poudre ne peut manifester ses propriétés explosives.

De même, pour que l'état d'*explosibilité* particulier de la substance vivante existe et persiste, pour que l'explosion organique se fasse, certaines conditions doivent être remplies par le milieu environnant.

Quelles sont ces conditions de milieu nécessaires à l'exercice de la vie? Il y en a trois que l'on aperçoit d'emblée : l'eau, l'oxygène, la chaleur.

A toute période de leur existence, les organismes, quels qu'ils soient, renferment toujours une certaine quantité d'eau. Assez faible dans beaucoup de graines (10-15 °/₀), cette proportion s'élève à près de 50 °/₀ dans l'aubier, elle est plus forte encore dans les feuilles fraîches, et atteint 93 °/₀ dans le Champignon de couche,

---

(1) Sur les conditions des explosions chimiques, voy. WURTZ, *Dictionnaire de chimie*, v° *Poudres*, pp. 1167 et 1174; — LOTHAR MEYER, *Die modernen Theorien der Chemie*, 5e édit., p. 405.

95 % dans le Melon. Nous ne sommes pas beaucoup plus mal partagés que le Melon, puisque, dans le poids total de l'Homme adulte, l'eau entre environ pour les deux tiers.

Cette eau est indispensable. Le vieil adage : *Corpora non agunt nisi soluta* n'est pas vrai d'une façon absolue, mais il s'applique sans restriction aux organismes. Les nouvelles théories de la chimie donnent, du reste, à cet aphorisme un sens inattendu : d'après elles, les corps se dédoublent dans l'eau en leurs radicaux, en leurs « ions » actifs. Les sels, pourrait-on dire, ne se dissolvent pas, ils se résolvent; ou, suivant une expression pittoresque, ils sont de véritables cadavres que l'eau ressuscite (¹). De toute façon, c'est l'eau qui donne aux substances composant les tissus vivants la mobilité nécessaire; c'est dans l'eau que s'accomplissent, pour toutes leurs cellules, les échanges physiques et chimiques incessants qui sont l'accompagnement de la vie, qui sont la vie même. Vous vous figurez peut-être qu'il y a des organismes terrestres, aériens, aquatiques? Erreur. En réalité, tous les organismes vivent dans l'eau (²) : l'eau — et on doit même ajouter : l'eau liquide — est le seul milieu au sein duquel la vie se manifeste. Nous pouvons, avec Preyer, formuler notre conclusion : « Sans humidité, pas de vie. »

Il faut aussi que ce milieu aqueux renferme de l'oxygène. Par ses affinités puissantes, l'oxygène dérange constamment l'équilibre chimique des êtres vivants et entretient en eux la flamme de la vie : flamme non pas idéale, mais réelle, puisqu'il s'agit d'un phénomène de combustion véritable, la respiration.

L'atmosphère est la source inépuisable à laquelle presque tous les êtres vivants vont puiser l'oxygène : ils l'y trouvent à l'état libre, dégagé de toute combinaison. Mais cette règle souffre quelques exceptions parmi les organismes végétaux inférieurs. Certains d'entre eux, étudiés par le grand Pasteur, vivent sans air : ils sont, suivant son expression, *anaérobies*. Sur ce point, comme sur beau-

---

(¹) CRISMER, *La solution*. Liége, 1892, p. 18 du tiré à part.

(²) Conf. HOPPE-SEYLER, *Physiologische Chemie*, 1877, p. 28.

coup d'autres, Pasteur a été, au début, l'objet d'un grand nombre d'attaques; mais la victoire définitive lui est acquise. Dans tous nos laboratoires, on fait couramment aujourd'hui des cultures dans le vide de la Bactérie du tétanos ou du Vibrion septique. Parmi les anaérobies, il en est de facultatifs qui peuvent vivre en la présence ou en l'absence d'air; il en est aussi d'obligatoires pour qui l'air est un poison.

L'absence d'air et d'oxygène libre indique-t-elle que chez ces microorganismes la respiration ne se fait pas du tout? Au contraire, ils respirent; leurs explosions continuent sans air, comme pour la poudre environnée d'azote; seulement, dans l'un comme dans l'autre cas, l'oxygène, au lieu d'être pris à l'état gazeux et libre, provient des combinaisons où il était engagé. Qui sait même s'il n'en faut pas déduire cette conclusion, en apparence paradoxale, que les anaérobies sont les organismes les plus avides d'oxygène : ils en sont si affamés qu'ils l'arrachent à ses combinaisons. Et ils se sont si bien adaptés à ce mode d'existence, que la vie trop facile, à l'air libre, ne leur convient plus.

Quoi qu'il en soit, pour les anaérobies comme pour les autres êtres, l'oxygène est donc indispensable; il a une autre origine, voilà toute la différence. Seconde généralisation : sans oxygène, pas de vie.

La chaleur est une condition non moins générale, et toute vie s'arrête à une température suffisamment basse. C'est là, si l'on veut, un corollaire de ce que nous savons déjà au sujet de l'eau. Il faut de l'eau liquide pour les manifestations vitales et, à une température qui peut, il est vrai, descendre dans certains cas jusqu'à — 20°, toute eau se congèle. Un certain minimum de température est donc nécessaire : sans chaleur, pas de vie.

A côté de ces trois conditions, il faut en mentionner une quatrième à laquelle on ne pense pas toujours : c'est la pression. Hoppe-Seyler, Verworn et d'autres s'en sont occupés. La pression a une action notable sur les phénomènes chimiques, et la vie ne continue à se manifester qu'entre certaines limites de pression extérieure.

Sont-ce là les seules conditions de milieu inséparables de toute vie? On peut dire tout au moins qu'il n'y en a pas d'autre dont la nécessité générale soit jusqu'ici établie.

La lumière? Sans doute, elle intervient chez les plantes dans certains actes vitaux dont l'arrêt entraînerait, après quelque temps, la disparition de presque tout le règne végétal et de presque tout le règne animal. Mais ce n'est là qu'un résultat indirect, et l'on ne saurait contester que la vie ne soit possible dans l'obscurité. Certains êtres habitent des cavernes ou des abîmes sous-marins où la lumière n'arrive jamais. Les cellules profondes des tissus des gros animaux vivent dans une nuit constante. Mais il est difficile d'indiquer leur durée individuelle. Mieux vaut rappeler ces arbres, tels que le Hêtre, dont certaines des cellules internes restent vivantes, individuellement, plus de cent ans sans recevoir, tout ce temps, un seul rayon de lumière.

Pas plus que la lumière, la gravitation, l'électricité, le magnétisme ne sont reconnus, d'une manière positive, comme nécessaires à l'exercice de la vie pour tous les êtres vivants.

La vie se résume donc principalement en ceci : une réserve d'énergie se manifestant dans un mécanisme spécial, mise en jeu par des excitants et subordonnée à de certaines conditions de milieu.

⁂

Fort bien. Mais quand, à ces formules générales un peu vagues et seulement qualitatives, on veut substituer des règles plus précises et déterminer en quelque sorte les doses favorables à la vie, la vraie difficulté commence.

Combien faut-il d'oxygène, de chaleur, d'aliments? C'est là une question beaucoup plus délicate que la simple constatation de la nécessité de l'oxygène, des aliments et de la chaleur.

Ne perdons point de vue que les règles ordinaires de l'arithmétique ne suffisent pas le moins du monde à voir clair dans le domaine de la biologie. Il n'y a que les simplistes pour se figurer qu'un et un font toujours deux et que deux et deux font toujours quatre.

Cela me rappelle l'histoire de ce jeune Turc qui, voulant se fixer en Occident, s'informait de nos mœurs :

« Comment se pratique chez vous le mariage?

— On épouse une femme.

— Mais si elle vient à mourir ?

— On peut en épouser une seconde.

— Et si celle-ci meurt à son tour?

— On en prend à la rigueur une troisième.

— Et après celle-là ?

— Oh! vous êtes bien exigeant. Mais, enfin, rien ne s'oppose à ce qu'on en prenne alors une quatrième. »

Et le Turc de répliquer : « Parfait! Un et un et un et un fon quatre : je les prendrai toutes les quatre à la fois!... »

Il oubliait, ce jeune Turc, un facteur essentiel : le facteur *temps*. La succession d'événements n'est pas la même chose que la réunion de ces mêmes événements en un moment unique. Dans la conférence retentissante qu'il faisait il y a quelques mois à Lubeck, le célèbre physicien Ostwald insistait avec raison sur l'obligation d'avoir égard au temps lorsqu'il s'agit des phénomènes naturels (1). Partout où se produit une suite d'événements non réversible, ne pouvant pas à volonté revenir en arrière, partout où il y a une évolution, où il y a une histoire, il est nécessaire d'y regarder de beaucoup plus près, et il ne suffit pas de compter sur ses doigts comme en arithmétique. C'est ici que se manifeste clairement la notion de l'optimum.

Cette idée et ce mot ont été introduits dans la science en 1860, par l'un des plus illustres physiologistes de ce siècle, Sachs, actuellement professeur de physiologie végétale à l'Université de Wurzbourg. Il s'était proposé de rechercher l'influence de la température sur la germination des graines et sur le développement des plantes.

---

(1) W. Ostwald, *Die Ueberwindung des wissenschaftlichen Materialismus*. Leipzig, 1895.

On savait déjà, avant lui, qu'un certain minimum de température est nécessaire pour qu'une graine germe, mais on se figurait volontiers qu'à partir de ce minimum, plus la température est élevée, plus le développement est rapide. D'aucuns supposaient même une proportionnalité entre la vitesse de développement et la température, ou le carré de la température. C'est une erreur que les météorologistes n'ont pas encore tout à fait abandonnée.

Sachs a étudié la question avec une attention très grande, et, en relisant aujourd'hui ce mémoire, qui date de trente-cinq ans (¹), on ne peut s'empêcher d'admirer sa pénétrante analyse physiologique et la précision des résultats auxquels il est arrivé avec des moyens d'expérimentation tout à fait primitifs. Il détermine d'abord la limite inférieure à partir de laquelle la germination se fait pour les diverses graines. Chaque organisme, et même chaque fonction de chaque organisme, ont ainsi leur zéro thermométrique. Il y a aussi un maximum de température, propre à chaque espèce, au delà duquel la germination n'a plus lieu. Mais au moins, dans l'intervalle qui sépare le minimum du maximum, allons-nous assister à une vitesse régulièrement croissante de la germination et du développement? Non pas. Ce n'est que jusqu'à un certain degré, intermédiaire entre ces deux points extrêmes, que le développement s'accélère quand la température s'élève: au delà, toute augmentation de température amène, au contraire, un développement de moins en moins rapide, et de moins en moins parfait.

Ainsi, dans ces expériences, il y a une température moyenne, la plus favorable au développement de la plante, et c'est à cet état moyen, le plus propice, que Sachs a donné le nom d'*optimum*. Ce terme est aujourd'hui généralement admis en physiologie animale comme en physiologie végétale.

Pour le Blé, par exemple, plante sur laquelle les expériences ont

---

(¹) J. Sachs, *Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur* (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, vol. II, 1860, p. 338) et *Gesammelte Abhandlungen*, I, p. 49.

été répétées à plus d'une reprise, le minimum à partir duquel la germination commence à se faire très lentement est d'environ 0°. Le maximum est de 40°. C'est vers 28 à 29° que se produit le développement dans les conditions les meilleures et avec la rapidité la plus grande : là est l'optimum.

La relation existant entre la vitesse de croissance et la température pourra donc être représentée par une courbe qui s'élève peu à peu, atteint un point culminant, puis s'abaisse de nouveau. On reconnut bientôt qu'une allure semblable se retrouve dans une foule d'autres phénomènes physiologiques. Jetons un coup d'œil à ce point de vue sur les quelques facteurs fondamentaux de la vie que nous avons énumérés tout à l'heure.

L'homme et les animaux — cela est élémentaire — doivent se nourrir d'une façon suffisante; il est dangereux qu'ils se nourrissent avec excès. Suivant un mot connu, on se nourrit, non de ce qu'on mange, mais de ce qu'on digère.

La même remarque s'applique aux végétaux. Des procédés plus précis qu'en physiologie animale permettent de déterminer rigoureusement leurs besoins nutritifs. Lorsqu'on eut commencé à s'orienter dans ce domaine, on crut qu'on pouvait donner aux plantes des quantités assez considérables d'aliments. Les premières tentatives furent suivies d'insuccès, et c'est en s'apercevant qu'il fallait employer, au contraire, des quantités très faibles de sels nutritifs, ce n'est qu'en reconnaissant, en d'autres termes, qu'il y a là un optimum à ne pas franchir, qu'on est arrivé à réaliser couramment la culture des plantes dans des milieux aqueux — ce qui est la méthode exacte et sûre entre toutes pour nous renseigner sur les exigences chimiques des êtres vivants.

Chacun sait que si des excitations modérées sont favorables à l'accomplissement des fonctions vitales, les excitations excessives sont assurément nuisibles. Pour les nerfs et les muscles des animaux, c'est chose si connue qu'il n'y a pas lieu d'insister. Mais l'existence de l'optimum est moins évidente et elle mérite d'être mise en lumière lorsqu'il s'agit des poisons.

Nous possédons aujourd'hui toute une série de recherches faites avec les précautions voulues et propres à nous instruire de l'action des poisons sur les êtres vivants. Comme conclusion générale, assurément inattendue, on trouve que des quantités très petites, loin d'être délétères, ont un effet stimulant utile. Je me bornerai à citer les études détaillées de Hugo Schulz sur les cellules animales et les cellules végétales. Pour la Levure, par exemple, on est étonné de constater que les corps connus comme les plus vénéneux exercent sur la fermentation une influence favorable lorsqu'ils interviennent en quantités suffisamment minimes : le salicylate de soude active la fermentation quand on l'emploie à la dose de 1/4000^e; l'acide arsénieux produit ce résultat à une dilution de 1/40000^e; il n'est pas jusqu'à ces corps souverainement toxiques, le sublimé corrosif et l'iode, qui n'en fassent autant, le premier à 1/500000^e, le second à 1/600000^e. Ces observations sont de nature à modifier sensiblement notre conception des poisons. Qu'est-ce, d'après cela, qu'un poison? Un corps dont l'optimum d'action est situé très bas.

L'eau même n'est pas indéfiniment inoffensive. Non seulement comme boisson, mais encore pour l'eau qui imbibe les tissus vivants et qui est retenue dans l'intimité des cellules, il y a une proportion optimum dont on ne doit s'écarter outre mesure, ni dans un sens, ni dans l'autre. Le milieu ambiant devient dangereux s'il déshydrate trop ou trop peu. Dans ses intéressantes études sur la sensibilité des organismes à la concentration des solutions qui les baignent, l'un des nôtres, Massart, a mis nettement ce fait en évidence.

De même pour l'oxygène. L'oxygène est nécessaire, et un excès d'oxygène tue. On doit au regretté Paul Bert des recherches à ce sujet qui sont devenues classiques; et il a montré, chose curieuse, que la mort par excès d'oxygène offre les mêmes caractères que la mort par défaut d'oxygène : c'est une mort par asphyxie. Il y a donc un optimum d'oxygène pour chaque espèce, et les anaérobies dont nous parlions tantôt, nous apparaissent à un point de vue nouveau, comme des êtres pour lesquels l'optimum de tension d'oxygène est situé fort bas.

J'ai peu de chose à ajouter à propos de la chaleur. Je vous ai parlé des études faites par Sachs. Ce n'est pas seulement sur la germination et la croissance, mais sur presque tous les phénomènes physiologiques que la chaleur exerce une action semblable. Qu'il s'agisse des mouvements du protoplasme à l'intérieur des cellules, de l'absorption par les racines, du verdissement des feuilles ou de la fréquence des pulsations cardiaques chez les animaux, nous voyons toujours la fonction s'accomplir le mieux à une certaine température moyenne, qui est l'optimum. Pour tout dire en un mot, la chaleur, encore une fois, est nécessaire, mais un excès de chaleur tue.

D'après les données concordantes que fournissent l'astronomie et la géologie, nous devons admettre que la Terre a été d'abord incandescente. Par une telle température, la vie ne pouvait exister à sa surface : il y a donc eu une période *azoïque*. Et si toutes nos idées sur l'évolution du système solaire et sur la dissipation de l'énergie ne sont pas trompeuses, le phénomène inverse se produira dans un avenir excessivement éloigné : la Terre refroidie, gelée, pareille à la Lune, roulera, globe inerte, dans l'immensité. Il y aura donc, un jour, une extinction de la vie par le froid ou, pour employer l'expression proposée par Dollo, une période *apozoïque*.

La pression, nous l'avons dit, est aussi une condition générale de la vie.

Indépendamment des expériences sur les plantes et les animaux, les ascensions à de grandes altitudes, d'une part, les observations des plongeurs et les constructions par l'air comprimé, de l'autre, nous renseignent à cet égard chez l'Homme. L'Homme supporte sans inconvénient une pression quatre fois supérieure à la pression atmosphérique, mais une pression notablement plus élevée ne tarde pas à produire des effets funestes. Inversement, quelques aéronautes intrépides se sont élevés à une hauteur de plus de

8,000 mètres, correspondant à une pression égale au tiers environ de la pression atmosphérique; ils étaient arrivés bien près de la limite compatible avec la vie humaine.

Trois ascensions en ballon sont surtout fameuses à ce point de vue. D'abord celle de Glaisher, en 1862 : il est parvenu au moins à 8.838 mètres — c'est précisément la hauteur du Gaourisankar, la cime la plus élevée du globe — mais, à cette grande altitude, il a perdu toute conscience et n'a recouvré ses sens que lorsque le ballon est descendu.

Si Berson, dans son ascension du 4 décembre 1894 où il a dépassé 9,100 mètres d'altitude, n'a éprouvé à 8,400 mètres qu'un évanouissement passager, cela tient aux inhalations d'oxygène par lesquelles il a, comme le recommandait Paul Bert, compensé l'extrême raréfaction de l'air.

Une autre ascension est malheureusement plus célèbre encore, par ses conséquences tragiques. Elle a été faite en 1875. Le 15 avril de cette année, Tissandier, Sivel et Crocé-Spinelli partirent de Paris par le ballon « le Zénith ». Celui-ci s'éleva d'abord jusqu'à 7,000 mètres. Jusque-là, les voyageurs n'éprouvèrent aucun malaise notable. Puis, le ballon atteignit 7,500 mètres. Alors, une certaine apathie commença à les envahir. Ils étaient, raconte Tissandier (¹), assis dans la nacelle, immobiles, n'ayant plus la force de faire un mouvement. Le ballon montait encore. Le voici à 8,000 mètres. Tissandier s'en aperçoit à la marche du baromètre; il veut communiquer cette remarque à ses compagnons, mais sa langue est comme paralysée. Le ballon continuant à s'élever, il ferme tout à coup les yeux et perd connaissance. Une demi-heure après, il se réveille : le ballon était descendu à 7,000 mètres environ. Crocé-Spinelli ouvre les yeux à son tour et jette du lest : le ballon remonte. Tissandier perd de nouveau connaissance et, lorsque, une heure plus tard, le ballon fut redescendu et que Tissandier revint à lui, il vit avec douleur que ses deux compagnons étaient morts....

(¹) Tissandier, *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 1875, t. LXXX, p. 1060.

Pour l'Homme, comme pour les animaux et les plantes, il y a donc des limites de pression qu'on ne saurait impunément dépasser. Une pression ambiante trop faible et une pression trop forte sont également nuisibles et peuvent, ainsi que nous venons de le voir, devenir mortelles.

Ce que nous avons établi pour les facteurs fondamentaux de la vie s'applique à toute une série d'autres phénomènes physiologiques, et il n'est probablement pas de chapitre de la physiologie où l'on ne retrouve cette loi de l'optimum ou du juste milieu. Donnons-en encore un exemple d'un tout autre ordre : il se rapporte à l'influence du degré de parenté des cellules sexuelles sur le résultat de la fécondation. Grâce aux belles expériences de Darwin, nous possédons là-dessus des données précises, relatives aux végétaux. Nous savons que si la parenté est trop éloignée entre les deux cellules sexuelles qui doivent se réunir au moment de la fécondation — comme cela a lieu pour des cellules sexuelles appartenant à deux espèces distinctes — la fécondation s'opère mal, il y a hybridité et, presque toujours, les hybrides sont plus ou moins stériles. Mais l'inverse est vrai aussi. Lorsqu'il y a consanguinité extrême, comme entre cellules sexuelles d'une même fleur, on constate, la plupart du temps, des effets tout aussi nuisibles et une stérilité presque aussi grande. Ainsi, dans cette question de la parenté des protoplasmes sexuels, le principe de l'optimum est manifeste.

A chaque pas, nous voyons donc le domaine de l'optimum s'étendre davantage. Il y a plus. Laisse-t-on à un organisme le choix entre des conditions diverses, on remarque dans bien des cas qu'il se dirige — en se déplaçant tout entier si c'est un animal, en se courbant si c'est une plante — vers l'endroit où règne l'optimum.

Mais ceci ne touche qu'indirectement à notre sujet. Il nous suffisait de montrer en quoi consiste la notion de l'optimum et à quelle vaste série de phénomènes elle s'applique. Après les exemples que nous avons passés en revue et qu'il serait aisé de décupler, il n'y a pas de doute que nous touchions ici à l'un des principes fondamentaux de la physiologie, à la grande loi quantitative de la vie.

Cette conclusion, j'ai déjà eu l'occasion de l'énoncer il y a près de vingt ans, en cherchant à ramener à une formule générale les faits épars, relatifs à l'optimum, et les termes dont je me servais à cette époque me paraissent encore admissibles à l'heure actuelle : « Tout phénomène vital qui est fonction d'une variable commence à se produire à partir d'un certain état de la variable (*minimum*), se réalise de mieux en mieux à mesure que la variable croît jusqu'à un état déterminé (*optimum*), après quoi un accroissement de la variable fait se réaliser de moins en moins bien le phénomène; celui-ci s'arrête enfin quand la variable a atteint une certaine valeur (*maximum*) (1). » Quelques années plus tard, Sachs, aux beaux travaux duquel nous devions la connaissance approfondie des premiers exemples de cette loi, insistait également sur sa portée générale (2).

Si l'existence de conditions d'optimum est propre à la plupart des fonctions vitales, peut-être même à toutes, il ne faudrait pas conclure, par une fausse réciproque, que l'optimum ne s'observe jamais en dehors des êtres vivants. Ne se présente-t-il pas vers 4° une sorte d'optimum de température pour la densité de l'eau liquide, vers 33° pour la solubilité du sulfate de soude, à partir de 65° jusqu'à 98° pour la solubilité du sulfate ferreux? Dans la marche d'une machine à vapeur, n'y a-t-il pas aussi un ensemble de conditions optimales (3)?

Mais l'optimum n'en reste pas moins, par excellence, une loi régulatrice de la vie. Et s'il fallait en indiquer la cause profonde, nous la trouverions sans doute dans les propriétés physiques et chimiques de ce mélange complexe qui constitue la partie proprement active des cellules : le protoplasme. Les propriétés physico-chimiques du protoplasme vivant sont essentiellement des pro-

---

(1) L. Errera dans Errera et Gevaert, *Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs.* (Bull. de la Soc. roy. de botanique de Belgique, t. XVII, 1878, pp. 38-248 et Recueil d'œuvres de Léo Errera. — Botanique générale, I, p. 31.)

(2) Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie,* 1re édit., 1882, pp. 233 et 244.

(3) Voici un certain nombre de phénomènes physiques, chimiques et biologiques où l'existence d'un optimum est établie. Il est bien entendu que cette liste de quelques exemples n'a aucune prétention à être complète; mais elle

---

permet du moins de se faire une idée de la diversité des domaines auxquels la notion d'optimum s'applique.

A. — Optimum en physique et en chimie.

Densité de l'eau. Température optimale : 4°.

Densité des solutions d'acide acétique dans l'eau. Proportion optimale : la densité est maximum quand la solution renferme 80 °/o d'acide acétique; à ce maximum de densité correspond un minimum de fluidité (De Heen, *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique,* 1876, 6, 812).

Densité de la vapeur saturée d'acide acétique : elle est minimum à la température de 150° (W. Ramsay et S. Young, *Journal Chem. Society*, XLIX, 1886, 790).

Largeur des nappes liquides de Savart : hauteur optimale de la colonne d'eau (Plateau, *Statique expér. et théor. des liquides,* 1873, I, 414-419).

Solubilité dans l'eau. Température optimale pour le sulfate de soude avec 10 H^2O : vers 33° (Gay-Lussac, cité dans Wurtz, *Dictionnaire,* II, 1532); pour le sulfate ferreux : de 65° à 98° (Etard, *Bull. Soc. chimique Paris,* XLIX, 1888, 923); etc.

Chaleur latente de vaporisation de l'acide acétique : elle est maximum à 110°,6 (Ramsay et Young, *loc. cit.*).

Dissociation. Température optimale pour le sesquichlorure de silicium : vers 700° (Troost et Hautefeuille, *Comptes rendus*, LXXIII, 1871, 563); pour l'acide sélénhydrique et l'acide tellurhydrique (Ditte, *ibid.*, LXXIV, 1872, 980); etc.

Production de froid par l'électricité à la soudure de deux métaux (Peltier). Intensité optimale du courant (Conf. Mousson, *Physik,* 2° édit., III, 2, 1875, 407).

Oxydation du phosphore. Tension optimale de l'oxygène (Boussingault, *Agronomie,* etc., IV, 1868, 302; Cailletet, *Comptes rendus,* LXXX, 1875, 487).

Action des zymases. Températures optimales (Ad. Mayer, *Lehre von den chemischen Fermenten,* 1882, 63 et suiv.). Doses optimales de certaines substances étrangères [Ad. Mayer, *op. cit.*, 78 et suiv.; H. Müller-Thurgau, *Wirkung von Diastase und Invertin* (Landw. Jahrb., XIV, 1885, 795).]

Fluidité ou coagulation des matières albuminoïdes. Doses optimales de certains sels et de certaines matières organiques (Varenne, *Bull. Soc. chimique* priétés de juste milieu. Il est semi-liquide. Il est semi-perméable. Il est constitué surtout de matières albuminoïdes, qui ne supportent rien d'excessif, que le froid congèle et que la chaleur coagule.

La loi de l'optimum, dont la démonstration rigoureuse appar-

Paris, XLV, 427; Clautriau, *Bull. Soc. belge microscopie,* XVIII, 1892, 157; Rosenberg, cité par Duclaux, *Annales Pasteur,* VII, 646).

B. — Optimum en biologie.

Il y a souvent lieu de distinguer ici l'optimum d'un facteur donné pour chacune des fonctions physiologiques et son optimum pour la santé générale (Voy., par exemple, Frank, *Pflanzenkrankheiten*, dans Schenk, *Handbuch der Botanik,* I, p. 429).

Aliments des plantes. — Quantités optimales de matières minérales nutritives dans le substratum (Pfeffer, *Pflanzenphysiologie,* I, 1881, p. 83; 254, Frank, *Pflanzenkrankheiten, passim;* etc.).

Tension optimale de CO^2 pour l'assimilation chlorophyllienne [Boussingault, *Agronomie*, etc., t. IV, 1868, pp. 267 et suiv.; Pfeffer, *op. cit.,* I, pp. 205-207; Dehérain et Maquenne, *Expériences sur la végétation dans une atmosphère riche en* CO^2 (Ann. agron., oct. 1881)].

Dose optimale de sucre pour le Champignon *Aspergillus niger :* 12 °/o environ (Raulin, *Études chimiques sur la végétation*, 1870, p. 192).

Excitants. — Doses optimales pour l'excitation chimiotaxique [Pfeffer, *Chemotaktische Bewegungen, Untersuchungen aus dem Bot. Inst. Tübingen,* II, 1888, p. 622; Engelmann, *Pflüger's Archiv*, XXVI, 1881, p. 541, et XIX, 1882, p. 394; Beyerinck, *Ueber Athmungsfiguren beweglicher Bakterien* (Centralbl. für Bakter., 1893, nº 25); Massart, *La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins* (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, t. XXII, 1891, pp. 156-158); etc.] — Doses optimales pour l'excitation tonotaxique (Massart, *loc. cit.*, p. 156; etc.) — Doses optimales pour l'excitation chimiotropique [Miyoshi, *Chemotropismus der Pilze* (Bot. Zeit., 1894); etc.]. — D'après mes expériences, il y a aussi un optimum hygrométrique (déterminé par des mélanges d'eau et d'acide sulfurique) pour la courbure hydrotropique de *Phycomyces.*

Doses optimales pour l'action des solutions de soude et de potasse sur les mouvements des cils de l'épithélium vibratile (Virchow, *Virchow's Archiv*, VI, 1854, p. 133).

Doses optimales pour l'action excitante de l'éther et du chloroforme sur la production de CO^2 [Elfving, *Einwirkung von Aether und Chloroform auf die* tient aux travaux physiologiques de la seconde moitié de ce siècle, touche de trop près à notre vie quotidienne pour n'avoir pas été pressentie depuis longtemps par les philosophes et les penseurs. Ce serait une énumération intéressante que celle des multiples

---

Pflanzen (ÖFVERSIGT AF FINSKA VETENSK. SOC. FÖRHANDL., XXVIII, 1886)].

Action stimulante de très petites quantités d'alcool, d'éther, d'ammoniaque ou d'acide cyanhydrique sur l'allongement des végétaux [FR. DARWIN et ANNA BATESON, *The effect of stimulation on turgescent vegetable tissues* (JOURN. LINN. SOC., BOT., vol. XXIV, 1887)]. De même pour des quantités très minimes d'eau oxygénée qui semblent activer la croissance des racines [BRUNCHORST, *Notizen üb. den Galvanotropismus* (BERGENS MUSEUMS AARSBERETNING, 1888, publié en 1889, p. 34 du tiré à part)].

Action favorable de petites quantités de silice, de sels de fer et de zinc, sur l'*Aspergillus* (RAULIN, *op. cit.*, pp. 166, 173, 185, 202).

Action favorable de minimes quantités de poisons : en général [HUGO SCHULZ, *Zur Lehre von der Arzneiwirkung* (VIRCHOW'S ARCHIV, CVIII, 1887, p. 423); PFEFFER, *Election organischer Nährstoffe* (PRINGSHEIM'S JAHRB., XXVIII, 1895, p. 238, note)]. — Pour le dégagement de CO² par la Levure dans la fermentation alcoolique [HUGO SCHULZ, *Ueber Hefegifte* (PFLÜGER'S ARCHIV, XLII, 1888, p. 517); BIERNACKI, *ibid.*, XLIX, pp. 112-140; G. HOFFMANN, *Exper. Untersuch. üb. die Wirkung der Ameisensäure*, Greifswald, 1884; W. THOL, *Ueb. den Einfluss organischer, nicht aromatischer Säuren auf Gährung und Fäulniss*, Greifswald, 1885; GOTTBRECHT, *Exper. Untersuch. üb. die Wirkung des Thallins*, Greifswald, 1886]; — pour la fermentation lactique [CH. RICHET, *De l'action de quelques sels métalliques sur la fermentation lactique* (COMPTES RENDUS DE L'ACAD. DES SCIENCES DE PARIS, CXIV. 1892, p. 1494); CHASSEVANT. *Thèse*, Paris, 1893; ID., *Action des sels métalliques sur la fermentation lactique* (COMPTES RENDUS DE LA SOC. DE BIOLOGIE DE PARIS, 8 mars 1895); ATHANASIU et LANGLOIS, *Action comparée des sels de cadmium et de zinc* (IBID., 1895. pp. 391 et 496)].

Eau. — Optimum de concentration osmotique pour divers organismes [MASSART, *Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines* (ARCH. DE BIOLOGIE, IX, 1889); ID., *La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, XXII, 1891, p. 148); ESCHENHAGEN, *Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachsthum von Schimmelpilzen*, 1889, p. 32; etc.].

Optimum d'humidité pour la respiration et l'assimilation des Lichens (JUMELLE, *Revue générale de botanique*, 15 juillet 1892, p. 318).

Oxygène. — Optimum de tension d'oxygène pour la respiration (Voyez surformules en lesquelles cette idée s'est incarnée à travers les siècles. Mais il n'est pas question d'en faire la revue ce soir. Rappelez-vous seulement que si l'un des frontons du temple de Delphes portait l'inscription fameuse : Γνῶθι σεαυτόν (Connais-toi toi-même), l'autre

---

tout Paul Bert, *Comptes rendus,* LXXIV-LXXVIII, 1872-1874; *Annales de chimie et de physique,* 5, VII, 1876, p. 146; et *la Pression barométrique,* 1878).

Sur la nécessité (probable) de traces d'oxygène libre, au moins de loin en loin, chez les anaérobies voir Denis Cochin, *Comptes rendus,* t. XCVI, 26 mars 1883; Beyerinck, *Athmungsfiguren.* (Centralbl. für Bakteriol., 1893, n° 25).

Tension optimale d'oxygène pour la germination et la croissance [Pfeffer, *Pflanzenphysiologie,* I, 373; A. Wieler, *Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs* (Untersuch. Bot. Inst. Tübingen, I, 1883); S. Jentys, *Einfluss hoher Sauerstoffpressungen auf das Wachsthum der Pflanzen* (Ibid., II, 1888); etc.].

Optimum de profondeur pour le semis des graines dans le sol. [Frank, *Krankheiten der Pflanzen,* 1re édit., 1880, pp. 217-220.]

Chaleur. — Optimum de température pour diverses fonctions (Sachs, *Traité,* trad. fr., 1874, p. 855); — pour la germination, le développement et la croissance des plantes (Sachs, *Physiolog. Untersuchungen üb. die Abhängigkeit, etc.* Pringsheim's Jahrb., II, 1860, p. 338); Pfeffer, *Pflanzenphysiologie,* II, 1881, pp. 122-et suiv.); — pour la croissance et la santé générale (Frank, *Pflanzenkrankheiten,* dans Schenk, *Handbuch,* I, p. 429). — Optimum de température vers 34° pour le développement de l'*Aspergillus* (Raulin, *Études chimiques sur la végétation,* 1870, p. 122).

Optimum de température pour les mouvements du protoplasme (Pfeffer, *Pflanzenphysiologie,* II, p. 385; Hauptfleisch, *Prings'heim's Jahrb.,* XXIV, 2); — pour la décomposition de CO^2 [Pfeffer, *op. cit.,* I, p. 207); — pour les fermentations (Id., *ibid.,* I, p. 375]; — etc., etc.

Optimum de température vers 35-40° pour la fréquence des pulsations cardiaques de l'Escargot [E. Yung, *Mém. in-4° de l'Académie royale de Belgique,* XLIX, 1888, pp. 91-92.]

Optimum de température pour le dégagement de chaleur par les animaux : à 14° chez le Lapin, etc. [Ch. Richet, *Revue scientifique,* 7 août 1886, pp. 169-170]; à 20° chez le Cobaye [Ansiaux in Fredericq, *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 1890, n° 12, p. 532]. Seulement, ici, c'est peut-être un « pessimum » plutôt qu'un optimum.

L'existence d'un optimum de température pour la respiration des plantes est encore discutée: Detmer, *Berichte der deutschen bot. Ges.,* 1890, p. 228, l'admet; Pfeffronton proclamait d'avance le principe de l'optimum, puisqu'on y lisait : Μηδὲν ἄγαν — que Térence a traduit par : *Ne quid nimis*, et La Fontaine par : « Rien de trop ». La même pensée se retrouve dans les Épîtres de saint Paul et dans cette phrase biblique souvent

---

fer, *Locomotorische Richtungsbewegungen* (Unters. Bot. Inst. Tübingen, I, 1884, pp. 407-408) et *Energetik* (Abhandl. math. phys. Classe Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., XVIII, 1892, p. 188, note) la nie. De même pour la transpiration des plantes. — Ces deux exceptions — à supposer qu'elles se confirment — n'ont rien d'étonnant, si l'on distingue dans l'être vivant, avec Claude Bernard (*Leçons sur les phénomènes de la vie*, I, 1878, pp. 156 et 272), les phénomènes d'organisation et les phénomènes de destruction : les premiers sont suspendus par les anesthésiques et méritent seuls, d'après lui, le nom de phénomènes *vitaux;* les seconds persistent malgré les anesthésiques, et sont regardés par lui comme purement chimiques. Or, la respiration et probablement aussi la transpiration (considérée en elle-même et en laissant de côté les mouvements des stomates) rentrent dans la seconde de ces catégories. Et ce sont les phénomènes vitaux seulement que vise la loi de l'optimum.

Pression. — Optimum de pression pour les organismes [Hoppe-Seyler, *Physiologische Chemie*, I, 1877, pp. 7 et suiv., 13; Verworn, *Allg. Physiologie*, 1895, pp. 284 et 292; Beaunis, *Nouveaux élém. de physiol. humaine*, 1876, p. 1064; P. Bert, *ouvrages cités*.]

Lumière. — Optimum d'intensité pour la décomposition de CO^2. [Famintzin, *Ann. Sc. nat., Bot.*, 6e série, t. X, p. 79; Pringsheim, *Untersuch. üb. Chlorophyll*, III. (Monastber. Berlin. Akad., 1879, et *passim*.)] Pfeffer, après s'être prononcé catégoriquement pour la réalité de cet optimum (*Pflanzenphysiol.*, I, 1881, p. 208), s'est rangé depuis (*Locomot. Richtungsbewegungen*, 1884, p. 407 à l'avis de Reinke (*Bot. Zeitung*, 1883, nos 41-43) qui conclut à une simple proportionnalité entre l'intensité de la lumière et la décomposition de l'anhydride carbonique. Mais il ne faut pas perdre de vue, comme Pfeffer le rappelle lui-même, que la lumière intervient directement, en qualité de source d'énergie, dans le phénomène de l'assimilation chlorophyllienne.

Électricité. — Il y a beaucoup de phénomènes d'optimum électrique. Citons-en deux seulement :

Influence d'un courant constant sur l'excitabilité d'un nerf (loi de Pflüger). [Rosenthal, *Nerfs et muscles* (Bibl. sc. internat., 1878, pp. 115 et suiv.); Beaunis, *Nouveaux élém. de physiol. humaine*, 1876, p. 1069.]

Influence de l'électricité sur la végétation (Voy. A. Aloi, *Bull. Soc. botan.*

citée : *Omnia in mensura et numero et pondere*..., ce qui ne veut pas dire qu'il faut tout ramener à des questions de poids, de nombre et de mesure, mais ce qui signifie : « Tout avec modération » (¹). Montaigne et Montesquieu énoncent des maximes semblables, et même Diderot et Raspail, qui ne peuvent assurément point passer pour des esprits timorés ou d'une modération excessive.

L'opinion des grands penseurs que nous venons de citer nous invite en quelque sorte à examiner les applications de la loi physiologique de l'optimum en dehors du domaine de la seule biologie. Et pourquoi hésiterions-nous ? Si le naturaliste a le droit, s'il a le devoir de faire ses recherches et d'en proclamer le résultat sans arrière-pensée, sans souci aucun des conclusions que l'on en pourra tirer, il lui est assurément permis de dire aussi quelles conséquences lui semblent, quant à lui, dériver des prémisses fournies par la science.

Oh ! je sais bien que les mots de « juste milieu » sonnent mal aujourd'hui à beaucoup d'oreilles. Du reste, je n'entends pas me faire le défenseur de tous ceux, hommes ou institutions, qui ont

---

italiana, 6 mai 1895, p. 188.) Mais la question demande encore de nouvelles recherches.

Transpiration. — Existence d'un optimum de transpiration pour le développement de la plante [Tschaplovitz, *Gibt es ein Transpirations-Optimum ?* (Bot. Zeit., 1883, p. 353.)]

Age. — Optimum d'âge pour la vitesse d'accroissement en longueur : « grande période ». [Sachs, *Arbeit. Bot. Instit. Würzburg*, 1872, p. 102 ; Pfeffer. *Pflanzenphysiologie*, II, 1881, pp. 66 et suiv.]

Optimum d'âge pour l'épaisseur des couches annuelles du bois (de Bary, *Vergleich. Anat.*, 1877, p. 490); — pour les dimensions individuelles des éléments du bois (Sanio, cit. par de Bary, pp. 520-522).

Parenté. — Existence d'un optimum dans l'influence de la parenté sur le résultat de la fécondation (Ch. Darwin, *Effects of Cross- and Self-Fertilisation*, 1876).

(¹) *Livre de la Sagesse*, chap. XI, verset 21.

porté cette étiquette. Mais laissons les mots : il faut pénétrer plus avant et, comme on l'a dit,

> Sous le prisme des mots voir la clarté des choses.

Depuis un certain temps, on a beaucoup usé de comparaisons empruntées aux êtres vivants et transportées à l'organisme social. On en a même passablement abusé. Dernièrement, par exemple, on nous expliquait comme quoi l'appareil rénal des animaux est représenté par la police dans les sociétés civilisées... Mais, ici, nous n'avons pas d'exagération à craindre. La loi du juste milieu est si intimement liée aux conditions mêmes de toute vie, que son application aux diverses manifestations de la vie sociale ne saurait être douteuse.

Est-ce là un conseil banal? Tout au contraire. La modération, la mesure, il n'y a rien de moins banal, car il n'y a rien de plus rare. Ce qui est puéril et facile, c'est l'excès. Le sauvage mange avec excès; le buveur boit avec excès; l'enfant, au début de son existence, s'imagine qu'en étendant les bras, il pourra atteindre la lune. Mais ce qui demande de la réflexion et de l'éducation, c'est de se pénétrer des limites de son propre pouvoir, c'est de se rendre compte de la mesure qu'on ne peut ni ne doit dépasser.

C'est donc l'opposé de la banalité. Il suffit de regarder autour de nous pour nous convaincre combien l'originalité apprise, l'outrance en toute chose sont devenues marchandises courantes, et combien, par conséquent, les conseils inspirés par la loi de l'optimum sont aujourd'hui en situation.

Vraiment, aux yeux de certains, il ne semble plus y avoir de place que pour l'exagération et la violence. Que voyons-nous trop souvent? En sociologie, les prédications haineuses de la lutte des classes. En politique, des intransigeances noires et des intransigeances rouges. En art, tous les puffismes de la réclame mis au service de toutes les outrances du parti pris.

J'entends objecter que les outrances ont parfois du bon et que, pour donner l'impulsion, les exagérés sont souvent nécessaires.

Certes, et il n'y a là aucune contradiction avec ce que nous venons de dire. Au point de vue social en effet, de même qu'au point de vue simplement biologique, il n'y a jamais identité entre tous les individus, et toute règle quantitative dans ces domaines, comme l'a si bien montré notre grand Quetelet, a le caractère d'une moyenne. Qui dit moyenne dit écarts individuels plus ou moins considérables, et comme il y a toujours des éléments attardés, il faut, pour compenser leur inertie, des éléments pressés qui cherchent à dépasser le but. Les exagérés dans une direction ne valent, comme dans les courbes de Quetelet, que pour neutraliser les exagérés de signe contraire. Là est la vraie signification sociale des excessifs, des outranciers, en art, en littérature, en politique : ils ne servent qu'à maintenir le juste milieu et on voit que, loin de renverser cette notion, ils la confirment et contribuent même à la réaliser.

Mais il faut qu'ils restent des exceptions, des anomalies, j'allais dire des monstruosités, et il n'y a rien de plus insensé, socialement aussi bien que biologiquement, que de voir les outrés et les violents chercher à faire école autour d'eux. Il est antisocial au premier chef de prêcher la violence et de pousser aux extrêmes.

⁂

C'est à l'invitation de mes amis les Étudiants que j'ai répondu en venant prendre ici la parole : qu'ils me laissent, pour finir, m'adresser directement à eux.

Une évolution remarquable s'effectue, Messieurs, dans les caractères de l'étudiant. A l'étudiant insouciant de jadis, se substitue peu à peu un type nouveau et plus complexe. Certes, vous n'oubliez pas que vous êtes, avant tout, la jeunesse, et vous avez grandement raison, car c'est là votre privilège le plus précieux, le plus incontestable et celui que chacun de vous est, hélas! le plus assuré de ne pas voir durer. Mais, tous, vous vous intéressez de plus en plus aux grandes questions philosophiques, politiques et sociales qui s'agitent autour de nous; vous voulez coopérer à leur étude et qui sait? à leur solution.

De si hautes aspirations impliquent aussi de grands devoirs, et ce n'est pas trop vous demander qu'une connaissance sérieuse des conditions générales de la vie chez les organismes et dans les sociétés.

Je crois donc que nous n'aurons, ni vous ni moi, perdu notre soirée, si j'ai réussi à vous convaincre de l'importance de la grande loi de l'optimum.

Tous les êtres vivants ont-ils besoin d'oxygène libre? (¹)

NOTE ADDITIONNELLE A « L'OPTIMUM » (²)

à propos d'un travail récent de M. Beijerinck

PAR

L. ERRERA

Grâce aux travaux de Pasteur et de ceux qui l'ont suivi, on sait que divers végétaux inférieurs peuvent vivre dans un milieu privé d'oxygène libre ou, comme on dit, en *anaérobies*, pourvu qu'ils aient à leur disposition des aliments appropriés. Pour plusieurs de ces êtres singuliers, l'oxygène est même un poison. Aussi beaucoup de physiologistes se sont-ils inscrits en faux contre l'opinion ancienne d'après laquelle une certaine quantité d'oxygène libre serait nécessaire à tout organisme : Pfeffer, dans la seconde édition de son excellente *Physiologie végétale* (vol. Iᵉʳ, p. 521), regarde ce « dogme » comme définitivement renversé.

La question n'est cependant pas aussi simple que l'on pourrait croire au premier abord. Songeons combien il est difficile de se débarrasser des dernières molécules d'un corps aussi répandu que l'oxygène; rappelons-nous que certains êtres ne sont, à coup sûr, que *facultativement anaérobies;* que d'autres ne le sont que d'une manière *temporaire*, que la Levure de bière, par exemple, a besoin, de loin en loin, de traces d'oxygène gazeux, et nous en

---

(¹) Cette note a paru dans la *Revue de l'Université de Bruxelles*, t. III, juillet 1898.

(²) *Revue de l'Université de Bruxelles*, t. Iᵉʳ, avril 1896.

arriverons à douter s'il existe, au sens rigoureux du mot, des *anaérobies obligatoires*. Peut-être (ainsi que je l'indiquais naguère dans cette Revue même) un poison n'est-il pas autre chose qu'un corps exerçant son optimum d'action à dose infinitésimale et faut-il simplement envisager à ce point de vue les anaérobies « comme des êtres pour lesquels l'optimum de tension d'oxygène est situé fort bas (¹) » ?

Les expériences qu'un bactériologiste des plus distingués, Beijerinck, vient de communiquer à l'Académie des sciences d'Amsterdam donnent, semble-t-il, à une telle opinion une grande vraisemblance. Les lecteurs de la *Revue* nous sauront gré de les résumer ici (²).

Beijerinck avait reconnu jadis que certains microbes, cultivés dans une goutte de liquide dont les bords seuls reçoivent de l'oxygène, se portent aux endroits où la tension de ce gaz est la plus forte; d'autres, au contraire, recherchent les endroits où règne une tension moyenne; quelques-uns, enfin, se réfugient où la tension est la plus voisine de zéro. De là, trois types respiratoires : celui des aérobies, celui des Spirilles, celui des anaérobies.

Toutefois, des recherches plus approfondies lui ont montré que tous les prétendus « anaérobies obligatoires » qu'il a étudiés appartiennent en réalité au type des Spirilles et s'accumulent là où la tension de l'oxygène est non pas nulle, mais très faible. Au lieu de trois, il ne trouve donc plus que deux sortes d'organismes : les *aérophiles*, comme il propose de les appeler, qui recherchent la plus forte tension d'oxygène, et les *microaérophiles* qui ont besoin d'une tension moindre. Ce dernier groupe comprend à la fois les « anaérobies obligatoires » et les Spirilles.

Certains microbes étant immobiles ne peuvent rechercher acti-

---

(¹) *L'Optimum.* (Revue de l'Université de Bruxelles, t. Ier, avril 1896, pp. 17 et 18 du tiré à part ou p. 15 de ce tome IV du *Recueil*.)

(²) Beijerink, *Over zuurstofbehoefte bij obligaatanaëroben.* (Verslag van de gewone Vergadering der Wis- en Natuurkundige Afdeeling der k. Akademie van Wetenschappen te Amsterdam van 28 Mei 1898, p. 19.)

vement les endroits du milieu de culture qui leur conviennent le mieux. Mais, chez tous, il est possible d'examiner l'influence de quantités variables d'oxygène sur la croissance, et l'on se convainc alors « *que l'oxygène libre est bienfaisant pour tout ce qui vit et, probablement, à la longue nécessaire* ».

Les microorganismes qui ont été fortement aérés paraissent avoir chargé leurs cellules d'une petite réserve d'oxygène libre qu'ils peuvent, ensuite, consommer peu à peu : cela explique, suivant notre auteur, qu'ils soient temporairement *aérophobes* ou, en d'autres termes, qu'ils se trouvent alors le mieux dans les zones à tension d'oxygène minimum ou même égale à zéro.

Nous ne saurions entrer ici dans le détail des méthodes expérimentales. Pour faire disparaître les dernières traces d'oxygène, Beijerinck a suivi, dans plusieurs cas, un détour ingénieux dont un savant anglais, Marshall Ward, avait déjà signalé l'efficacité : il a cultivé, dans le même milieu que le microbe anaérobie, un aérobie qui enlevait avec avidité tout l'oxygène disponible. On pourrait craindre que l'aérobie ne produisît en même temps des substances nuisibles à son compagnon et susceptibles d'influer sur le développement de celui-ci, en dehors de la proportion d'oxygène. Mais, dans d'autres cas, cette cause d'incertitude n'existait pas et les résultats sont restés les mêmes.

Les anaérobies étudiés par Beijerinck sont le ferment butyrique (*Granulobacter saccharobutyricum*), le ferment butylique (*Gr. butylicum*), les trois principaux anaérobies de la putréfaction des matières albuminoïdes et l'organisme de la réduction des sulfates (*Spirillum desulfuricans*).

L'auteur résume ses conclusions dans les termes suivants :

« *Sont aérophiles :* toutes les Bactéries aérobies sauf les Spirilles, la plupart des anaérobies facultatifs, probablement toutes les cellules des tissus des animaux et des plantes supérieurs, la plupart des Infusoires.

» *Sont microaérophiles :* les quelques anaérobies obligatoires étudiés jusqu'ici, ainsi que le *Spirillum desulfuricans ;* puis, parmi les anaérobies facultatifs, probablement tous les ferments lactiques; ensuite, quelques-unes et peut-être beaucoup d'espèces de Monades et certains Infusoires.

» Enfin, *sont aérophiles au point de vue de la croissance et microaérophiles au point de vue du mouvement :* la plupart des Spirilles véritables; peut être aussi quelques Monades. »

Sans se flatter d'avoir fourni une démonstration absolument complète, l'auteur est porté à déduire de ses recherches que l'oxygène libre est indispensable à tous les êtres vivants connus : plus ou moins, selon les espèces.

Il semble donc bien qu'il y ait pour tout organisme animal ou végétal une tension optimale de l'oxygène, comme Paul Bert l'avait vu l'un des premiers. Sans doute, dans certains cas, cet optimum serait situé très haut, une augmentation notable de la proportion d'oxygène dans l'air n'amenant pas de modification sensible à la respiration des êtres supérieurs (¹) — contrairement à ce qu'affirmait Paul Bert — et il faut peut-être recourir à des expériences prolongées ou à de l'oxygène comprimé pour mettre l'optimum en évidence. Tandis que chez les anaérobies cet optimum serait situé incroyablement bas.

Certes, notre esprit de généralisation se complairait à constater la nécessité de l'oxygène pour tout ce qui vit, mais il faut bien avouer que notre besoin de causalité n'en serait que médiocrement satisfait. Car les quantités infinitésimales d'oxygène gazeux qui suffisent pendant de longues générations à certains microbes ne sauraient leur fournir qu'une proportion négligeable d'énergie et l'on ne voit vraiment pas jusqu'ici pourquoi l'oxygène combiné, qui existe en abondance dans leur nourriture, ne peut pas remplir le même office. Malgré soi, on en vient à se demander, avec Beijerinck, si ces traces d'oxygène libre n'exercent pas sur le protoplasme quelque action chimique toute spéciale et encore inconnue.

(¹) L. DE SAINT-MARTIN, *Comptes rendus*, 1884, vol. 98, p. 241; L. FREDERICQ, *Comptes rendus*, 1884, vol. 99, p. 1124; LUKJANOW, *Zeitschr. f. physiol. Chemie*, 1884, VIII, p. 313; PFEFFER, *Pflanzenphysiologie*, 2ᵉ éd., vol. Iᵉʳ, 1897, pp. 548-551, etc.

POURQUOI

LES ÉLÉMENTS DE LA MATIÈRE VIVANTE

ONT-ILS

DES POIDS ATOMIQUES PEU ÉLEVÉS?

PAR

L. ERRERA (1)

I.

Entre la diversité presque infinie des objets que la nature nous offre et le petit nombre de leurs éléments constitutifs, le contraste est frappant. Et encore sur les 70 corps simples environ auxquels la chimie a ramené toute chose, en est-il beaucoup de très rares; de sorte que le chiffre des éléments se réduit en pratique à une quarantaine. Mais nulle part cette antithèse n'apparaît aussi nettement que dans les êtres vivants. Tous, en effet, quelque variés qu'ils soient, d'un bout à l'autre de l'échelle, ne sont formés essentiellement que d'une dizaine de corps simples. N'est-ce pas le cas de rappeler ces vers de Lucrèce :

Namque eadem cœlum, mare, terras, flumina, solem
constituunt, eadem fruges, arbusta, animantes......
Tantum elementa queunt permutato ordine solo.

On sait que les dix corps reconnus comme indispensables aux végétaux supérieurs sont l'*hydrogène*, le *carbone*, l'*azote*, l'*oxygène*, le *magnésium*, le *phosphore*, le *soufre*, le *potassium*, le *calcium* et le *fer*; les Champignons inférieurs paraissent même pouvoir se passer des deux derniers (¹), et quant aux autres éléments que l'on rencontre encore souvent dans les plantes, ils sont accidentels ou tout au moins d'une utilité beaucoup plus secondaire; tels le sodium, le chlore, le silicium et, dans les plantes marines, le brome et l'iode. Nos connaissances, au sujet des animaux, sont moins avancées parce qu'il est plus difficile de leur fournir pendant toute leur vie une alimentation chimiquement déterminée. Mais il est certain que la liste des substances nécessaires et suffisantes pour eux, diffère à peine de celle que nous venons de donner pour les plantes supérieures; il faut probablement y ajouter le chlore et le sodium; peut-être aussi (pour certaines espèces) le fluor, le manganèse et le cuivre (²).

---

(1) Ce travail a paru dans *Malpighia*, anno I, fasc. I, 1886-1887.

Une fois que l'on a déterminé ainsi les corps peu nombreux qui entrent dans la composition de la matière vivante (afin d'éviter de longues périphrases nous les appellerons *biogéniques*), l'esprit ne tarde pas à demander davantage. Il cherche si cette propriété remarquable ne peut être expliquée, c'est-à-dire rattachée à d'autres propriétés physiques et chimiques, plus générales; puisque, après tout, expliquer ce n'est jamais autre chose que subordonner le particulier au général.

Parmi les éléments biogéniques, le carbone forme la partie prépondérante et caractéristique de la substance sèche des organismes; il constitue comme la charpente de leurs molécules. Il y a longtemps que les chimistes ont appuyé, à ce point de vue, sur la faculté que possèdent les atomes de ce corps de s'accumuler « dans une seule et même molécule, de se souder, en quelque sorte, les uns aux autres (³) ». Doué de peu d'affinité pour la plupart des autres éléments, le carbone présente, au contraire, de l'affinité pour lui-même.

(¹) Nägeli, *Sitzungsb. d. bair. Akad.*, Juli 1879.

(²) Hoppe Seyler, *Physiol. Chemie*, 1877, p. 28.

(³) Wurtz, *Chimie moderne*, 1867-1868, p. 382.

Remarquons, en passant, que si le carbone est l'élément par excellence des corps organisés, le silicium est, par excellence, l'élément des terres et des roches. Le silicium est, dans la classification périodique de Mendelejeff, l'homologue immédiatement supérieur du carbone; comme celui-ci, il est quadrivalent; comme lui, il n'a guère d'affinité énergique que pour l'oxygène, au point que la silice compte avec l'anhydride carbonique parmi les corps les plus difficiles à décomposer; comme le carbone, le silicium peut s'accumuler dans les molécules et former des agrégats très complexes; après le carbone, c'est le corps dont les composés sont le plus nombreux et le plus variés; en un mot, *le silicium est le carbone du monde inorganique.*

A côté du carbone, les éléments biogéniques principaux sont l'oxygène, l'hydrogène et l'azote. Dans les premières pages de ses *Principes de Biologie*, Herbert Spencer a insisté sur cette association de trois gaz parfaits à un corps fixe et infusible, et il a émis, à ce propos, quelques considérations ingénieuses et profondes qu'il est bon de rappeler : « D'une part, dit-il dans un passage qui résume sa pensée (1), n'était la mobilité moléculaire extrême que possèdent trois des quatre principaux éléments de la matière organique, et n'était la grande mobilité moléculaire qui en résulte pour leurs composés les plus simples, l'élimination rapide des déchets de l'action organique ne pourrait avoir lieu et il n'y aurait point cet échange continuel de matière que la vitalité implique. D'un autre côté, n'était l'union de ces éléments extrêmement mobiles en des composés d'une complexité extrême, ayant des molécules relativement vastes que leur inertie rend comparativement immobiles, les composants d'un tissu vivant n'auraient point cette fixité mécanique qui les empêche de s'en aller par diffusion en même temps que les produits de rebut que la décomposition du tissu engendre. »

Mais ce que nous venons de dire, soit des propriétés spéciales du carbone, soit de la mobilité des molécules d'oxygène, d'hydrogène et d'azote, ne constitue que des explications isolées, qui s'attachent à tel ou tel corps en particulier et n'ont pas de lien mutuel ; nous voudrions, au contraire, quelque vue d'ensemble, qui nous permît d'embrasser d'un seul coup d'œil tous les éléments biogéniques.

---

(1) *Princ. of Biol.*, p. 22.

Le chimiste italien Sestini a récemment essayé une semblable généralisation. Il a fait la remarque que tous les corps simples qui constituent les plantes supérieures ont ce caractère commun d'appartenir aux quatre premières séries du système périodique de Mendelejeff. Et ce système étant basé, comme on sait, sur les poids atomiques, cela signifie que tous les corps simples en question ont des atomes relativement légers, des poids atomiques faibles ; aucun d'eux ne dépasse 56. Le tableau suivant, emprunté à Sestini (¹), met ce fait en lumière :

		INDISPENSABLES	UTILES
Éléments	électronégatifs	C=12, Az=14, O=16, Ph=31, S=32	Si=28, Cl=35.5
	électropositifs	H=1, Mg=24, K=39, Ca=40, Fe=56	Na=23, Mn=55

Voici du reste, pour plus de détail, les quatre premières lignes du système périodique ; les éléments reconnus indispensables à la vie y sont imprimés en caractères plus forts :

1	**H=1**							
2	Li=7	Gl=9,2	B=11	**C=12**	**Az=14**	**O=16**	Fl=19	
3	Na=23	**Mg=24**	Al=27	Si=28	**Ph=31**	**S=32**	Cl=35,5	
4	**K=39**	**Ca=40**	? Sc=44	Ti=48	V=51	Cr=52.4	Mn=55	**Fe=56**, Ni=58.8, Co=58.8

On le voit, outre l'hydrogène, qui est seul de sa série, trois corps de chacune des trois séries suivantes concourent ensemble à la formation des organismes et tous ces corps ont un poids atomique

---

(¹) *Gazz. chimica*, XV, p. 107.

peu élevé. Si l'on range tous les corps le long d'une ligne droite et à des distances de l'origine proportionnelles à leurs poids atomiques, on constate que les éléments de la matière vivante se trouvent tous sur le premier quart de cette ligne; ou, en tenant compte de ce fait que les éléments seraient rangés d'une manière plus serrée au commencement qu'à la fin d'une telle ligne, nous pouvons dire que les dix éléments essentiels de la matière vivante se trouvent tous parmi les vingt-trois premiers corps de l'échelle ascendante des poids atomiques, tandis qu'il n'y en a aucun parmi les quarante-cinq corps restants.

Notre problème de tout à l'heure se trouve donc ramené à celui-ci : pourquoi les éléments biogéniques ont-ils des poids atomiques faibles? Sestini se contente d'émettre à ce sujet deux hypothèses dont il est impossible de discuter la valeur, attendu qu'il ne les appuie sur aucun argument. Voici du reste comment il s'exprime : « On pourrait, par exemple, admettre par voie d'hypothèse que seuls les éléments chimiques qui ont une petite quantité de matière condensée dans leurs atomes, et par conséquent un poids atomique peu élevé, soient dotés de la mobilité nécessaire; ou, si l'on veut encore, soient susceptibles de manifester peu à peu une somme d'énergie actuelle suffisante pour subvenir aux changements de substance lents et presque continuels qui ont lieu dans les organismes et pour fournir la force vive qui s'accumule dans les produits organiques de nouvelle formation ». Et il ajoute aussitôt : « Jusqu'ici, en vérité, il n'y a pas moyen d'expliquer la relation signalée ci-dessus ».

Je crois, au contraire, que les faits actuellement connus, s'ils n'expliquent pas complètement cette relation, nous autorisent du moins à rattacher le rôle biogénique à d'autres propriétés plus générales des éléments à poids atomique peu élevé.

II.

Nous pouvons préciser davantage la question. La théorie de l'évolution nous permettant de faire dériver toutes les espèces de quelques organismes très simples, il suffit d'envisager la genèse de ces formes primordiales et de nous demander : pourquoi, parmi toutes les combinaisons possibles, celles qui ont constitué les premiers êtres étaient-elles formées d'éléments à atomes légers? En d'autres termes : les propriétés connues des éléments à atomes légers nous expliquent-elles qu'ils fussent particulièrement propres à constituer les premiers êtres vivants?

Il faut remarquer d'abord que les substances rares, peu répandues à la surface du globe, ne pouvaient pas servir à l'entretien de la vie. Admettons, en effet, pour un moment qu'un composé doué de ces propriétés complexes que nous nommons la vie, se soit un jour formé par la combinaison de certains corps très rares. Un organisme ainsi constitué n'était en état ni de se multiplier, ni même de continuer à vivre, parce qu'il aurait bientôt manqué d'aliments. On peut dire que parmi tous les organismes théoriquement possibles, ceux-là seuls étaient vraiment viables et capables d'évolution, qui trouvaient presque partout et en grande quantité les éléments constituants de leur substance. S'il était permis de transporter aux éléments chimiques eux-mêmes une notion qui ne s'applique qu'aux organismes, nous dirions que dans la lutte pour la production de la vie, les éléments les plus répandus devaient nécessairement l'emporter sur les éléments rares.

Je ne soutiens pas, bien entendu, que tous les corps fréquents dans la nature doivent nécessairement concourir à la formation de la matière vivante ; mais il est évident que c'est parmi ces corps que doivent se trouver les éléments biogéniques.

Or, Mendelejeff a montré, dès 1869 (¹), qu'à peu d'exceptions près, tous les corps à poids atomique peu élevé sont communs. Nous ignorons, il est vrai, absolument la cause de cette coïncidence ; mais le fait n'est pas douteux. Depuis l'hydrogène qui pèse 1 jusqu'au calcium qui pèse 40, il n'y a d'éléments rares que le lithium, le glucinium et le bore ; et précisément ces trois corps ne

---

(¹) *Zeitschr. f. Chem.*, N. F., 1869, V, p. 405 ; — Voy. aussi Lothar Meyer, *Mod. Theor. d. Chemie*, 4te Aufl., p. 185.

comptent pas non plus parmi les substances biogéniques. Le plus commun des éléments dont le poids atomique dépasse celui du calcium est le fer; et il est un constituant nécessaire de la plupart des organismes.

Nous avons donc une première explication de la relation signalée par Sestini : c'est que les corps à atomes légers sont aussi les plus communs à la surface du globe.

III.

Généralement les composés peu complexes sont solubles dans l'eau, lorsqu'ils sont formés d'atomes légers; les composés à atomes pesants sont ordinairement moins solubles. Ce fait a de l'importance au point de vue biogénique, car il nous prouve que les atomes légers sont plus favorables que les autres à cet apport des aliments et à cette élimination des déchets dont parle Spencer dans le passage que nous citions tantôt.

IV.

Il y a d'autres propriétés fondamentales des atomes légers qu'on peut invoquer pour comprendre leur rôle biogénique. Mais les explications que nous en déduirons ne sont pas, comme celles qui viennent d'être données, indépendantes de toute restriction. Elles nous montrent seulement qu'*à poids égal*, les composés formés d'atomes légers sont plus aptes que les autres à manifester les phénomènes de la vie. C'est ce que nous allons essayer d'établir.

Il est clair que pour une même quantité de matière, les composés à atomes légers renferment un plus grand nombre d'atomes élémentaires que s'ils étaient constitués par des atomes très pesants. Or, les propriétés complexes de la vie ne sont concevables que dans les molécules complexes elles-mêmes, formées d'un grand nombre d'atomes différents.

A cette remarque évidente s'en rattache une autre plus hypothétique. La chaleur que l'on communique à une molécule gazeuse, n'est employée qu'en partie à élever sa température; une autre partie sert à vaincre la pression extérieure qui s'oppose à la dilatation; une troisième, enfin (si la molécule est formée de plusieurs atomes), sert à augmenter les mouvements réciproques des atomes à l'intérieur de la molécule. Plus est grand le nombre des atomes de la molécule, plus est considérable aussi la fraction de la chaleur qui devient latente par ce travail de dislocation intramoléculaire, ou de *disgrégation*, comme Clausius l'appelle (¹). — Bien que la théorie de la chaleur soit beaucoup moins avancée pour les solides et les liquides que pour les gaz, il n'en est pas moins probable qu'il y ait chez eux aussi (surtout chez les liquides) une absorption de chaleur pour la disgrégation intramoléculaire (²); et, sur la chaleur totale reçue, cette chaleur de disgrégation constituera, en général, une portion d'autant plus grande, que la molécule renferme un plus grand nombre d'atomes.

On voit donc que les éléments à poids atomique faible, en permettant l'accumulation d'un grand nombre d'atomes dans une seule molécule, amènent probablement ce résultat remarquable, que la chaleur absorbée *disloque beaucoup les molécules et les échauffe peu.*

On conçoit sans peine combien un tel état de choses favoriserait cette mobilité perpétuelle des atomes, cette instabilité chimique qui nous apparaît comme l'un des caractères nécessaires de la vie.

Ajoutons encore en faveur des éléments à poids atomique peu élevé, qu'une même quantité de chaleur de disgrégation sera d'autant plus efficace pour augmenter les mouvements intramoléculaires des atomes, que ces atomes auront chacun moins de masse. A la surface de l'Océan, les moindres ondulations agitent les barques les plus légères, tandis que les vaisseaux pesants demeurent immobiles.

(¹) Voy. O. E. Meyer, *Kinet. Theor. d. Gase*, 1877, pp. 83 et suiv., et 98; — Mousson, *Physik*, 1880, vol. II, p. 99.

(²) Mousson, *loc. cit.*, p. 124.

V.

La loi — ou si l'on préfère : la règle empirique — de Dulong et Petit va nous fournir un autre caractère commun à tous les atomes légers et une nouvelle explication de leur rôle biogénique.

Pour que les organismes conservent intactes leurs propriétés essentielles, malgré les variations incessantes des conditions extérieures, ils doivent être prompts à ressentir ces variations et lents à les subir. La première de ces facultés est en rapport avec l'état d'équilibre instable des molécules vivantes dont il vient d'être question. Son étude est du domaine de l'irritabilité et sort par conséquent du cadre de ce travail. Mais la seconde se rattache d'une façon directe à une propriété physico-chimique des atomes, et nous allons nous y arrêter, en envisageant spécialement les changements dans la température du milieu ambiant.

Lorsque l'on réfléchit à la grande influence de la chaleur sur les réactions chimiques, on prévoit que l'état d'équilibre instable, caractéristique de la vie, ne pourra se conserver d'une manière parfaite que dans des limites de température restreintes. Et c'est bien ce que l'observation nous montre ; le froid congèle le protoplasme, la chaleur le coagule, et ses fonctions ne s'accomplissent dans leur plénitude qu'au voisinage d'une certaine température moyenne, qui a été appelée en botanique la température optimum. L'organisme a donc tout avantage à ne point s'échauffer, ni se refroidir trop facilement sous l'influence des variations thermiques. A cet effet, il est nécessaire : 1° qu'il *conduise* mal la chaleur ; et 2° qu'il faille lui faire absorber ou perdre beaucoup de calories pour élever ou abaisser sensiblement sa température, c'est-à-dire que sa *chaleur spécifique* soit considérable. Conductibilité très faible et chaleur spécifique très élevée, c'est précisément ce que nous offre la matière vivante (1).

---

(1) Nous n'avons pas à nous occuper ici du mécanisme spécial aux animaux à sang chaud qui établissent l'équilibre entre leur production et leur déperdition de chaleur, en se servant du système nerveux comme d'un thermo-régulateur.

La faible conductibilité provient pour une bonne part de l'énorme quantité d'eau que les organismes renferment [1]; quant à la chaleur spécifique, elle est en relation avec le poids atomique peu élevé des éléments et à ce titre elle nous intéresse particulièrement ici.

Un organisme vivant consiste :

1° en corps solides composés
et 2° en dissolutions aqueuses.

Mais la chaleur spécifique des dissolutions est liée à celle du dissolvant et du corps dissous (Marignac); la chaleur spécifique des corps composés est liée à celle de leurs composants (Neumann, Regnault, Kopp); enfin la chaleur spécifique des corps simples est approximativement en raison inverse de leurs poids atomiques (Dulong et Petit).

Si l'on appelle poids atomique moyen, la moyenne des poids atomiques de tous les atomes qui constituent un composé ou un mélange quelconque, on peut dire, en synthétisant à la fois les règles de Dulong et Petit, de Regnault, de Kopp et de Marignac : *la chaleur spécifique est en général d'autant plus grande que le poids atomique moyen est plus petit* [2].

Donc, en dernière analyse, pour que la matière vivante ait une chaleur spécifique élevée, elle doit être formée d'atomes à poids atomique faible.

Chose remarquable, l'eau qui forme la majeure partie des êtres vivants est aussi de tous les corps connus (à la seule exception de

---

[1] La plupart des organismes sont formés aux $^2/_3$ ou aux $^3/_4$ d'eau.

Voy. aussi Lothar Meyer, *loc. cit.*, pp. 164, 544, 547, sur les relations, encore obscures, entre la conductibilité et le poids atomique.

[2] Soit un composé quelconque formé de n atomes dont le poids atomique est a, n' atomes dont le poids atomique est a', n'' atomes dont le poids atomique est a'', le poids atomique moyen est

$$A \frac{n\ a + n'\ a' + n''\ a''}{n + n' + n''}.$$

l'hydrogène libre dont la chaleur spécifique à volume constant = 2.4), celui qui a la chaleur spécifique la plus considérable. Cela est en rapport avec les faibles poids atomiques de l'hydrogène et de l'oxygène. Et tous les autres composants des organismes ont également, de par la légèreté de leurs atomes, des chaleurs spécifiques élevées (¹). C'est ce qui ressort du tableau ci-dessous où j'ai mis en regard les chaleurs spécifiques de quelques substances organiques et de quelques substances minérales (les chiffres sont empruntés à la *Physique* de Mousson et à la *Chimie* de Beilstein) :

SUBSTANCES ORGANIQUES.		SUBSTANCES MINÉRALES.	
Bois de sapin	0.654	Feldspath	0.1911
Bois de chêne	0.570	Spath calcaire	0.2046
Sucre de canne	0.301	Quartz	0.1883
Alcool	0.5987	Spath pesant	0.1088
Ac. acétique cristall.	0.4587	Sulfate de plomb	0.05086
Ac. butyrique	0.503	Mercure (liquide)	0.03332

Les considérations émises dans ce paragraphe peuvent se condenser dans cet aphorisme : *A poids égal, les substances formées d'atomes légers changent plus difficilement de température que celles qui sont formées d'atomes lourds.* Grâce à cette propriété, la température peut varier entre des limites assez étendues sans compromettre la vie ; et lorsque la température défavorable persiste, au moins se transmet-elle lentement à l'organisme qui a ainsi le temps soit de chercher un abri, soit de suspendre peu à peu ses fonctions, comme dans le repos hivernal de la végétation ou dans l'engourdissement de beaucoup d'animaux.

(¹) Tous les éléments biogéniques, depuis l'hydrogène jusqu'au fer, qu'ils soient solides ou gazeux, ont une chaleur spécifique > 0.1.

VI.

La grande chaleur spécifique des éléments biogéniques et de leurs composés, a encore une autre et non moins importante conséquence. A poids égal et à même température, les substances dont la chaleur spécifique est considérable renferment évidemment plus de calories que les autres. Cette énergie calorifique pourra du reste, d'après le principe de la transformation des forces et de la conservation de l'énergie, se manifester sous la forme chaleur ou sous toute autre forme : mouvement, travail, lumière, électricité, énergie chimique, activité nerveuse, etc. *Les corps formés d'atomes légers ont donc, à poids égal et à même température, plus d'énergie en réserve que les autres.* A conditions égales, ils renferment, si l'on veut, *un maximum d'énergie dans un minimum de masse.*

Cette remarque me paraît avoir d'autant plus de valeur, qu'au point de vue dynamique, les êtres vivants, avec leurs réactions démesurées vis-à-vis des excitants, *ne sont pas autre chose que des corps explosibles.*

Le principe qui vient d'être établi a probablement été entrevu par Sestini dans le passage que j'ai traduit tantôt au § I. Mais il en parle comme d'une supposition gratuite, qu'il ne rattache en aucune façon à des lois connues et dont il est impossible, par conséquent, d'apprécier la portée.

VII.

Résumons.

Les éléments qui composent les êtres vivants ou éléments biogéniques ont tous des poids atomiques peu élevés, ne dépassant pas 56, comme Sestini l'a indiqué le premier. A quoi cela tient-il?

Nous avons essayé de démontrer que cette coïncidence n'est pas fortuite. Car la légèreté des atomes de ces éléments est liée à un ensemble de propriétés dont l'importance pour les organismes n'est pas difficile à saisir. De toutes les combinaisons possibles, celles des atomes légers avaient donc le plus de chance de présenter cette association de phénomènes complexes que nous nommons la vie, et de former les premiers êtres.

Les éléments à atomes légers sont les plus répandus à la surface du globe; leurs composés les plus simples sont généralement ou gazeux, ou solubles dans l'eau, ce qui explique l'arrivée des aliments dans l'organisme et l'élimination des déchets; la plupart sont mauvais conducteurs de la chaleur et de l'électricité (¹), et tous ont, d'après les règles de Dulong et Petit, Regnault, Kopp et Marignac, des chaleurs spécifiques élevées. Ceci permet aux organismes, tout en ayant relativement peu de masse, de supporter plus facilement et de ne subir que peu à peu les variations calorifiques et électriques du milieu extérieur, et de dépenser beaucoup d'énergie sans abaisser beaucoup leur température.

Ce sont là des faits et non point des conjectures. Enfin, nous avons montré qu'il y a lieu de supposer, d'après la théorie mécanique de la chaleur, que les atomes légers en s'accumulant en très grand nombre, donnent naissance à des molécules que la chaleur disloque beaucoup et échauffe peu. Nous aurions là un des facteurs essentiels de cette instabilité chimique qui caractérise le protoplasme vivant.

On prouvera peut-être quelque jour que l'un ou l'autre corps à poids atomique plus considérable est nécessaire à tel ou tel organisme en particulier : par exemple, le brome et l'iode aux plantes marines, le cuivre aux Céphalopodes. Cela n'enlèverait rien à la valeur de la remarque de Sestini et aux considérations que nous y avons rattachées, attendu qu'il s'agirait là d'exceptions et que, même chez ces êtres exceptionnels, les éléments à poids atomique faible conservent toujours leur incontestable prépondérance.

On pourrait être tenté de faire encore un pas de plus et de demander pourquoi les atomes légers présentent les particularités

---

(¹) D'ailleurs, la grande quantité d'eau que les organismes contiennent réduit, comme il a été dit, leur conductibilité à presque rien, les liquides étant de détestables conducteurs.

dont il a été question. Mais ce serait trop nous aventurer dans la région nébuleuse des hypothèses. Bornons-nous donc à rappeler que la théorie mécanique de la chaleur nous permet au moins d'entrevoir le lien qui existe entre le poids atomique et la chaleur spécifique. Quant à la fréquence des éléments à atomes légers à la surface du globe, il faut noter que l'analyse spectrale nous a aussi révélé plusieurs de ces corps à la surface du soleil et dans les étoiles. Est-ce parce qu'ils sont en général volatils ou du moins forment des composés volatilisables, comme l'oxyde de carbone et l'anhydride carbonique, qu'ils ont dû gagner plus facilement la surface des astres encore en fusion?

Bruxelles, juin 1886.

A PROPOS

DES

ÉLÉMENTS DE LA MATIÈRE VIVANTE

PAR

L. ERRERA ([1])

Dans un article que la *Malpighia* a publié l'année dernière, j'ai recherché pourquoi les éléments « biogéniques » ont tous des poids atomiques peu élevés. J'indiquais Sestini (1885) comme le premier qui eût mis ce fait en lumière. Depuis lors, mon attention a été attirée sur plusieurs passages des œuvres de Preyer et j'ai reconnu que le savant physiologiste d'Iéna avait déjà signalé, il y a assez longtemps, ce caractère de la matière vivante. Il s'en occupe d'abord dans une note de son discours « Sur l'étude de la vie » ([2]), où il dit : « Il est remarquable que parmi les soixante-trois corps simples connus en 1872, vingt-deux seulement ont un poids atomique inférieur à 56 et que les quatorze éléments organiques appartiennent tous à ce groupe ». Preyer est revenu à diverses reprises ([3]) sur cette coïncidence intéressante, sans cependant en proposer l'explication.

([1]) Cette note a paru dans *Malpighia*, t. I, fasc. X-XI, 1887.

([2]) *Ueber die Erforschung des Lebens*. Leipzig, 1873, p. 48.

([3]) *Deutsche Rundschau*, avril 1875, p. 76; *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme*, 1880, pp. 62, 305; *Elemente der allgemeinen Physiologie*, 1883, p. 101. (Trad. franç. par J. Soury, 1884, p. 133.) — Dans ce dernier livre, il note aussi que « les éléments minéraux les plus répandus sont en même temps les éléments organiques les plus répandus ». Mais il ne cherche pas à mettre cette propriété en rapport avec le poids atomique.

ESSAIS
DE
PHILOSOPHIE BOTANIQUE

PAR

L. ERRERA (¹)

II. — A PROPOS DE GÉNÉRATION SPONTANÉE (²).

L'origine des êtres vivants a préoccupé l'homme dès qu'il s'est mis à réfléchir.

Chez les animaux supérieurs, il est visible que les jeunes proviennent de parents. Mais pour les animaux inférieurs et pour beaucoup de plantes, le moment de la naissance n'est pas si facile à saisir; et partout où la filiation n'apparaissait pas avec évidence, l'Antiquité n'hésitait pas à admettre une génération sans parents ou « hétérogénie », ou encore, si nous voulons employer le terme moins précis que l'usage a consacré, une « génération spontanée ». Aristote lui-même acceptait cette idée pour quelques Poissons, la plupart des Mollusques et certains Insectes (³) : aussi, tout le Moyen Age y a-t-il cru après lui.

On ne se contentait pas de croire à la génération sans parents : on donnait des recettes infaillibles pour la réaliser. De même que

---

(¹) Cette note a paru dans la *Revue de l'Université de Bruxelles,* t. V, 1899-1900.

(²) Communication faite à la séance du 5 juin 1899, de la *Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles,* complétée et augmentée de notes. — Le premier Essai : *L'Optimum,* a paru dans la *Revue de l'Université de Bruxelles,* t. I, avril 1896, et est reproduite page 15 de ce tome IV du *Recueil.*

(³) ARISTOTE, *De generatione animalium*, II, 1; et *Historiæ animalium,* I, 5.

Virgile, dans le célèbre épisode du berger Aristée, indique l'art de faire naître des essaims d'Abeilles hors des flancs d'un jeune Taureau immolé (¹), notre grand physiologiste Van Helmont enseigne encore au XVIIᵉ siècle que des grains de Blé, sous l'influence du « ferment » contenu dans une chemise sale, se transforment, après une vingtaine de jours, en Souris (²).

Il y a deux cents ans à peine que le naturaliste florentin Redi commença à étudier la génération spontanée par des expériences, par des observations méthodiques (³), et la question est loin d'être résolue. Mais elle est de celles qui s'imposent et qu'il convient de

---

(¹) Virgile, *Géorgiques*, livre IV, vers 281 et suiv.

(²) On fait assez souvent allusion à cette affirmation de Van Helmont, mais on n'en cite guère le texte. Il peut donc être intéressant de le transcrire ici, d'après les *Opera omnia* de J.-B. Van Helmont, Francfort, 1682, chap. 21, pp. 108-109 (je dois l'indication exacte du renvoi à l'obligeance de M. le professeur J.-Victor Carus, le savant auteur de l'*Histoire de la Zoologie*) :

« Hinc enim nedum pediculi, cimices, pulices et lumbrici, hospites ac vicini nostræ fiunt miseriæ, nostrisque velut nascuntur e penetralibus, et excrementis; sed etiam si indusium sordidum intra os vasis, in quo sit triticum, comprimatur, intra paucos dies (puta 21) fermentum indusio haustum, et odore granorum mutatum, ipsum triticum, sua pelle incrustatum, in mures transmutat... Quod mirabilius est, e frumento et indusio, mures, non quidem parvuli, aut lactentes, nec minutuli, aut abortivi : sed prorsus formati exsiliunt. »

Voici la traduction de ce passage que donne M. Jean Le Conte, docteur médecin, dans l'édition des *Œuvres de Jean-Baptiste Van Helmont*, Lyon, 1670, t. I, chap. XVI, p. 104 :

« De là les pouls (*sic*), puces, punaises, vers, etc., ne prennent pas seulement naissance de nous, et de nos excréments : mais aussi si on comprime une chemise sale en la bouche d'un vaisseau, où il y ait du froment; dans une vingtaine de jours ou environ, le ferment sorti de la chemise est altéré par l'odeur des grains, (et) transmuë le bled revêtu de son écorce en souris... Et ce qui est encore plus admirable, c'est qu'ils ne sortent pas du froment comme des petits avortons et à demy formés. Mais ils sont en leur dernière perfection, sans qu'ils aient besoin, comme les autres, du tétin de leur mère. »

(³) Le médecin et naturaliste François Redi démontra, notamment, que les « vers » qu'on trouve dans la viande gâtée proviennent d'œufs pondus par des mouches, et qu'il suffit de protéger la viande par un morceau de gaze pour empêcher leur apparition.

réexaminer de temps en temps, en s'efforçant de concentrer sur elle, de toutes parts, les clartés nouvelles que le progrès scientifique a fait jaillir.

I.

D'après les données concordantes de la géologie et de l'astronomie, la Terre s'est trouvée d'abord à une température très élevée, qui était absolument incompatible avec l'existence d'êtres vivants comparables à ceux que nous connaissons : elle a passé, suivant l'expression des géologues, par une *période azoïque.*

La solidification de sa surface remonte, d'après les derniers calculs de l'éminent physicien lord Kelvin, à plus de vingt, mais à moins de quarante millions d'années; et la vraie valeur est probablement beaucoup plus près de 20 que de 40 (¹). Sa température s'étant ensuite abaissée suffisamment, les premiers organismes y ont apparu. Ils ne dérivaient pas d'organismes préexistants, puisqu'ils étaient les premiers. Ils doivent donc s'être formés directement, sans l'intervention de parents, au moyen de composés de carbone, d'oxygène, d'hydrogène, d'azote, etc., empruntés à la nature inerte ambiante.

La vie s'est, depuis lors, manifestée sur le globe en des formes de plus en plus diverses et complexes, en un épanouissement sans cesse plus riche. C'est la période propice à la vie, la *période euzoïque,* dans laquelle nous nous trouvons encore.

Mais, selon toute vraisemblance, la Terre continuant à se refroidir finira, dans un avenir très lointain, par être de nouveau inhabitable : toute l'eau y deviendra solide, la vie s'y éteindra. Tombeau des civilisations à jamais disparues, notre globe roulera à travers les espaces, pareil à la Lune, froid, desséché et désert.

(¹) Lord Kelvin, *The age of the earth as an abode fitted for life.* (Philosoph. Magazine, 1899, sér. 5, vol. 47, p. 75.)

Ce sera la *période apozoïque* (1) : la période de l'anéantissement de la vie.

II.

Envisagée de cette sorte, la génération spontanée s'impose à l'esprit comme un postulat inéluctable. Pourtant, après la mémorable victoire de Pasteur sur Pouchet, — des « panspermistes » sur les « hétérogénistes », — la génération spontanée tomba dans un tel discrédit qu'on essaya de s'en débarrasser à tout prix, soit par l'hypothèse des *cosmozoaires*, soit par celle des *pyrozoaires*.

Que faut-il entendre par là ?

Certains naturalistes pensent que la vie n'a jamais pris naissance sur notre planète, laquelle aurait été ensemencée du dehors, par des germes étrangers. C'est ce que Preyer a appelé l'hypothèse des *cosmozoaires* et du Bois-Reymond celle de la *panspermie cosmique* (2). On l'a présentée sous deux formes différentes.

Plusieurs météorites renferment dans leur masse un peu de carbone et même une sorte d'humus. Le carbone étant l'élément caractéristique des substances organiques, on s'est demandé si quelque météorite n'a pas apporté à la Terre un premier germe vivant, provenant d'un autre astre. Un dilettante français, le comte de Sales-Guyon de Montlivault, paraît avoir le premier, en 1821, énoncé cette idée (3), que William Thomson (devenu, depuis, lord Kelvin) et Helmholtz ont retrouvée et exprimée ensuite à nouveau, une cinquantaine d'années plus tard, en lui donnant l'appui de leur haute autorité (¹).

---

(1) L'expression très adéquate de *période apozoïque* a été proposée par Dollo. (Sommaire du *Cours de géologie* de l'Extension de l'Université de Bruxelles, 1895, p. 26.)

(2) W. Preyer, *Hypothesen über den Ursprung des Lebens* (Deutsche Rundschau, avril 1875); et Id., *Naturwissenschaftliche Thatsachen und Probleme.* Berlin, 1880, p. 45; — Du Bois-Reymond, *Ueber die Grenzen des Naturerkennens*, édit. 1882, p. 25.

(3) *Conjectures sur la réunion de la lune à la terre, et des satellites en général à leur planète principale, à l'aide desquelles on essaie d'expliquer la cause et les effets du déluge, la disparition totale d'anciennes espèces vivantes et organiques, et la formation soudaine ou apparition d'autres espèces nouvelles et de l'homme lui-même sur*

Mais par suite du frottement contre notre atmosphère, les météorites subissent, tout au moins à leur surface, un échauffement tel que les germes superficiels seraient détruits ; quant à leur attribuer, dans leur profondeur, des germes vivants, cela est bien peu admissible, attendu qu'elles constituent des masses solides, plus ou moins cohérentes, impropres à héberger des organismes. Et puis, ces « pierres tombées du ciel » ne sont-elles pas vraisemblablement des débris d'astres avortés, d'où l'eau liquide (²) et, par conséquent, la vie ont toujours été absentes, ou bien d'astres finis, arrivés au terme de leur évolution, entrés depuis longtemps dans la phase apozoïque, même si la vie y avait existé jadis ?

La seconde forme de l'hypothèse des cosmozoaires est due au médecin allemand Hermann Eberhard Richter, de Dresde, qui la proposa dès 1865 ; et un éminent botaniste, Ferdinand Cohn, de Breslau, la reformula indépendamment, en 1872. D'après eux,

---

le globe terrestre, par un ancien officier de marine. Paris, 1821. — Cette brochure anonyme, qu'a déjà signalée la revue *Ciel et Terre*, 1885, 2ᵉ série, vol. 1, p. 406, a pour auteur le comte Eléonor-Jacques-François de Sales-Guyon de Montlivault, chevalier de Malte, ancien capitaine de frégate des vaisseaux du Roi, né vers 1763. (Cf. Quérard, *La France littéraire*, t. VI, 1834, p. 264.)

(¹) C'est dans son discours de 1871, à la *British Association*, que Sir W. Thomson indique, comme hypothèse, « that life originated on this earth trough moss-grown fragments from the ruins of another world ». — Pour Helmholtz, voir sa Préface du vol. I, 2ᵉ partie, de la traduction allemande de Thomson et Tait, *Handbuch der theoretischen Physik*, 1873, pp. xi et suivantes.

On prétend parfois que Pasteur se serait rallié à l'hypothèse de la panspermie cosmique, mais je ne connais aucun passage de ses écrits qui révèle une telle adhésion. Duclaux et Vallery-Radot, si compétents pour tout ce qui touche à Pasteur, et auprès desquels je me suis renseigné, ont bien voulu me dire aussi qu'ils ne l'ont jamais entendu parler de cette théorie.

(²) Sur l'absence d'eau, voyez, par exemple : Renard, *Recherches sur le mode de structure des météorites chondritiques*. (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Sciences, 1899, pp. 549-551.)

des poussières cosmiques, flottant dans l'espace, auraient pu déposer sur la Terre le premier germe de vie (¹).

La lenteur de leur chute préserve du moins ces poussières de l'échauffement pernicieux des météorites. Seulement, une autre objection se présente. On sait que les germes d'organismes inférieurs sont rapidement tués par la lumière, surtout par les rayons très réfrangibles, bleus et violets. Ceux-ci sont en grande partie absorbés par notre atmosphère, qui forme ainsi un écran protecteur, plus ou moins efficace, contre les effets délétères de l'éclairement (²). Mais, dans les hautes régions de l'atmosphère terrestre et durant le long voyage à travers les espaces interplanétaires, les poussières cosmiques sont exposées à l'action de la lumière dans toute sa force, et des germes infimes n'y résisteraient point.

D'ailleurs, remarquons-le bien, l'hypothèse des cosmozoaires ne fait que reculer le problème sans y répondre; et en éliminant la génération spontanée de l'histoire terrestre, on la rend d'autant plus nécessaire ailleurs.

Wilhelm Preyer, esprit ingénieux mais si paradoxal, avait essayé de tourner la difficulté d'une tout autre manière (³). Il admettait que la vie a de tout temps existé sur notre globe et que ce qui est récent, c'est non pas l'organique, mais l'inorganique : l'inorganique, dit-il, en jouant presque sur les mots, est de la matière morte, et ce qui est mort ne peut être que le résidu de ce qui a vécu, tandis qu'il n'est pas nécessaire que ce qui vit ait été mort auparavant.

(¹) Hermann Eberhard Richter, dans *Schmidt's Jahrbücher der gesammten Medicin*, Leipzig, 1865, CXXVI, pp. 248-249; et autres passages du même auteur cités par Preyer, *Naturw. Thats. und Probleme*, 1880, pp. 42 et 306. — F. Cohn, *Ueber Bacterien* (dans *Sammlung gemeinverständlicher wissenschaftlicher Vorträge* de Virchow et von Holtzendorff), 1872, p. 33.

(²) Voir notamment Marshall Ward, *Revue scientifique*, 25 août 1894, p. 230, col. 1.

(³) W. Preyer, *Hypothesen über den Ursprung des Lebens* (Deutsche Rundschau, avril 1875); et Id., *Elem. der allgemeinen Physiologie*, 1883.

Deux autres penseurs originaux, Fechner et Delbœuf (¹), ont soutenu des idées analogues, et Buffon avait déjà écrit : « Le brut n'est que le mort (²). »

Donc, suivant Preyer, point de période azoïque. Quelle espèce d'organismes pouvait bien porter la Terre encore ignée? Rien de comparable, certes, à nos protoplasmes délicats que l'eau bouillante suffit à tuer. Mais Preyer ne s'arrête point pour si peu. Ses êtres primordiaux sont des êtres de feu et de flammes, gigantesques, formés de métal incandescent et de roches en fusion, des *pyrozoaires* comme on peut les nommer (³). Et de même que les calcaires fossiles proviennent d'animaux très anciens, pareils à ceux d'aujourd'hui, les métaux lourds, les granits, les basaltes sont, aux yeux de Preyer, les cadavres de ces léviathans fabuleux...

Nous voici dans un domaine si chimérique qu'on ne sait trop d'abord comment entamer une discussion sérieuse. Réfléchissons cependant que si Preyer est d'accord avec la cosmogonie de Kant et de Laplace pour remonter à une période où la Terre était en fusion ignée, il ne peut raisonnablement refuser d'admettre qu'elle ait été gazeuse auparavant. De sorte qu'il serait forcé d'imaginer pour cette période initiale des organismes gazeux : association d'idées tellement contradictoire que les pyrozoaires s'en trouvent réfutés par l'absurde.

III.

Ainsi, quoi que nous fassions, il semble impossible de ne point accepter une première genèse d'organismes sans parents — *prolem sine matre creatam.* Il faut nous hâter toutefois d'ajouter qu'aucune

---

(¹) G.-TH. FECHNER, *Einige Ideen zur Schöpfungs- und Entwickelungsgeschichte der Organismen.* Leipzig, 1873; — DELBŒUF, *Matière brute et matière vivante,* 1887, et ID., *Revue philosophique,* 1883.

(²) BUFFON, *Œuvres,* édit. Flourens. Paris, Garnier frères, s. d., t. I, p. 446.

(³) L. ERRERA, *Sur la loi de la conservation de la vie.* (REVUE PHILOS., octobre 1891, p. 328, ou p. 1 de ce tome IV du *Recueil.*)

des innombrables tentatives pour réaliser expérimentalement la génération spontanée n'a jusqu'ici abouti.

A mesure que les moyens d'étude se sont perfectionnés, la génération spontanée a dû être reléguée dans des régions de plus en plus inférieures du monde organique. Des Abeilles de Virgile et des Souris de Van Helmont, il ne reste plus rien depuis longtemps. Les animalcules de Needham ont eu le même sort : loin de naître spontanément dans les infusions, les Infusoires dérivent toujours d'autres Infusoires de même espèce, et cela avec des cérémonies très compliquées. Le débat ne pouvait donc plus guère porter que sur les Levures, Amibes, Bactéries, sur tout ce monde des microbes et des ferments dont l'importance nous apparaît aujourd'hui en raison précisément inverse de leurs dimensions. Nul ne l'ignore : c'est à Pasteur qu'appartient la gloire impérissable d'avoir chassé la génération spontanée de ce domaine, comme on l'avait successivement repoussée de tous les autres.

Malgré l'intérêt que présenterait le récit de ces luttes et les enseignements qu'on en pourrait tirer, il ne nous est pas possible d'insister ici sur la discussion de Pasteur avec Bastian, sur sa polémique avec Pouchet soutenu par le « parti avancé » (¹), sur la campagne de presse habilement menée contre lui, sur les pamphlets, les meetings et l'intrusion tout à fait déplacée de la politique en matière de science. Tout ce bruit est aujourd'hui apaisé et il ne saurait plus y avoir de doute parmi les hommes compétents. Chaque fois que l'on a cru observer la formation d'organismes dans un milieu stérilisé, une étude plus attentive a prouvé que l'expérience n'était pas conduite avec les précautions voulues : tantôt des germes préexistants n'avaient pas été convenablement détruits, tantôt l'expérimentateur avait, à son insu, introduit après coup des germes dans le milieu.

(¹) Sur ces controverses, consulter Duclaux, *Pasteur : Histoire d'un esprit*. Paris, 1896, 3e partie. — Voir, d'autre part, l'étonnant exposé dans le *Dictionnaire universel* de Larousse, vº Génération spontanée.

IV.

Faut-il conclure de là que la génération spontanée est une chimère? Les insuccès retentissants du passé doivent-ils faire renoncer à toute tentative ultérieure, et allons-nous classer définitivement cette question auprès du mouvement perpétuel et de la quadrature du cercle?

Pasteur lui-même se gardait bien de prononcer un tel arrêt. Parlant de la génération spontanée, il se bornait à dire : « si tant est qu'elle soit en notre pouvoir (1) ».

Ne soyons pas plus pastoriens que Pasteur.

Mais alors, comment s'expliquer que l'on n'ait abouti jusqu'ici qu'à des échecs?

Doit-on supposer que la génération spontanée, réalisable lorsque les conditions de la vie apparurent d'abord sur le globe, n'est plus possible aujourd'hui? Dans cet ordre d'idées, on pourrait invoquer les expériences faites par Moissan au moyen du four électrique, d'après lesquelles notre atmosphère, lors de la période ignée de la Terre, aurait renfermé un mélange complexe d'hydrogène, de carbures d'hydrogène et peut-être des composés cyanogénés, et l'on pourrait rappeler que le grand physiologiste Pflüger admet précisément une origine cyanogénée, ignée, des albuminoïdes et de la vie. Rajeunissant le mythe de Prométhée, Pflüger va jusqu'à s'écrier : « La vie dérive du feu (2). »

Cependant, cette opinion, que ce qui a pu se faire un jour ne puisse plus jamais se reproduire, est toute gratuite et — ajoutons-le — peu vraisemblable. Reconnaissons plutôt que la recherche expérimentale de la génération spontanée est encore prématurée.

---

(1) PASTEUR, *La dissymétrie moléculaire.* (Conférences faites à la Société chimique de Paris, 1886, p. 34.)

(2) MOISSAN (cité dans Wurtz et Friedel, *Deuxième supplément au Dictionnaire de Chimie,* t. III, 1897, p. 443). — PFLÜGER, *Ueb. die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen.* (PFLÜGER'S ARCHIV, X, 1875, p. 339.)

Il est bien rare que les découvertes ne se succèdent pas dans leur ordre logique. Or, pour espérer réaliser la synthèse de la moindre parcelle vivante, il faudrait, au préalable, que nous fussions maîtres de la production artificielle, non seulement des hydrates de carbone, mais aussi des corps gras naturels et des matières protéiques, dans le sens le plus large du mot. Nous en sommes encore assez éloignés, bien que les premiers pas soient faits dans cette voie triomphale.

Pour le moment, nous nous trouvons, à l'égard de la génération spontanée, dans la situation de celui qui voudrait bâtir un édifice, alors qu'il ne sait même pas en préparer les matériaux de construction. Suivant une juste remarque de Herbert Spencer, les prétendues expériences de génération spontanée tentées jusqu'à présent, au moyen de décoction de foin, de bouillon de poulet, d'extrait de bœuf, sont sans portée réelle, puisqu'elles présupposent l'existence d'êtres vivants et même d'êtres vivants très supérieurs.

En réalité, les formes vivantes les plus simples ont dû dériver des matières organiques les plus complexes (1), et c'est à la synthèse chimique à nous fournir d'abord celles-ci. Il se peut que les chimistes fabriquent quelque jour des substances au sujet desquelles on discutera s'il convient ou non de les appeler vivantes. Le virus curieux de la maladie de la mosaïque chez le Tabac, découvert récemment par Beijerinck et désigné par lui comme un *contagium vivant fluide*, montre bien que la limite n'est pas toujours facile à tracer (2).

---

(1) Herbert Spencer, *On alleged « spontaneous generation » and on the hypothesis of physiological units*. (Lettre publiée comme appendice au volume I des *Principles of Biology*, 1884.)

(2) Beijerinck, *Ueber ein Contagium vivum fluidum als Ursache der Fleckenkrankheit der Tabaksblätter*. (Verh. der kon. Akad. te Amsterdam, 2, VI, nº 5, 1898.)

V.

On a déjà souvent établi un parallèle entre les êtres vivants et les cristaux. Sans doute, il y a des différences qui sautent aux yeux. Les similitudes n'en sont pas moins réelles et remarquables : les uns et les autres ont une forme définie; ils se développent, ils croissent lorsqu'ils ont à leur disposition des matériaux convenables. Mieux que cela : les cristaux peuvent se cicatriser, reformer les arêtes ou les angles qu'on leur a enlevés, et cette faculté de régénération, réétudiée, il y a quelques années, par Rauber (¹), est d'autant plus digne d'attention qu'on l'a tenue longtemps pour l'apanage de la vie.

Mais ce sont les conditions de la naissance de nouveaux individus cristallins dans les solutions *sursaturées* ou les liquides en *surfusion* qui sont le plus instructives pour nous et qu'il importe surtout d'examiner ici.

Comme l'a observé Fahrenheit dès 1724, l'eau peut, moyennant certaines précautions, être maintenue à l'état liquide bien au-dessous de zéro : c'est le phénomène de surfusion ou, pour nous servir du néologisme plus précis par lequel on a rendu le terme allemand « Ueberkaltung », le phénomène de *surfroidissement* (²). Sitôt qu'on ajoute à cette eau « surfroidie » un morceau de glace, le liquide tout entier ne tarde pas à se prendre en une masse cristalline.

La découverte de la *sursaturation* date aussi du siècle dernier : elle est due à Lowitz, qui s'en occupa dans un mémoire important, publié en 1785, sur la cristallisation. Il constata (pour le sulfate de soude et pour une foule d'autres sels) que l'on peut refroidir

---

(¹) A. RAUBER, *Die Regeneration der Krystalle*, I et II. Leipzig, 1895-1896. — Les conclusions de ces recherches ont été reproduites par l'auteur dans le *Biologisches Centralblatt*, 1896, p. 865.

(²) Ce terme a été proposé par CRISMER, *La formation et le développement des cristaux*. (REV. UNIV. BRUXELLES, mai 1899, p. 567.)

prudemment leur solution saturée et même la concentrer encore par évaporation, sans qu'elle dépose nécessairement une partie du corps dissous : elle renferme alors plus de sel que sa température n'en comporte dans les conditions ordinaires. Elle est dite ***sursaturée***. Il suffit d'y projeter maintenant un cristal de la substance qui est en dissolution, pour que tout l'excès se précipite sur lui à l'état solide, et le liquide demeure simplement saturé.

Bien que ces faits fussent connus depuis longtemps, il est intéressant de noter que c'est seulement à la suite des travaux de Pasteur, relatifs à la génération spontanée, et sous leur inspiration, que le problème fut repris avec le soin et la méthode désirables. En 1865, Violette et Gernez (ce dernier était assistant de Pasteur) démontrèrent, indépendamment l'un de l'autre, en se servant de la technique bactériologique, qu'aux températures ordinaires, l'introduction de cristaux de sulfate de soude à dix équivalents d'eau (sel de Glauber) — dont il existe presque toujours des fragments microscopiques dans les poussières de l'air — est réellement la seule cause qui amène la cristallisation des solutions sursaturées de ce même sel. Violette trouva, en outre, qu'en dessous de −8°, les solutions sursaturées de sulfate de soude cristallisent spontanément, sans addition étrangère. Peu après, Lecoq de Boisbaudran étudie le fait remarquable (déjà aperçu par Gernez) que la cristallisation peut aussi être provoquée au moyen d'un cristal isomorphe avec la substance qui se trouve dans le liquide sursaturé. Gernez montre enfin que les diverses faces d'un même cristal peuvent être inégalement solubles, de sorte qu'une solution donnée peut être sursaturée par rapport à telles faces, sans l'être par rapport aux autres : dans ce cas, la croissance du cristal se localisera sur les premières. C'est ce qui a lieu pour les surfaces « blessées » : le cristal y étant moins soluble qu'ailleurs, la croissance s'y fait d'une manière prépondérante. De là, les phénomènes de cicatrisation des cristaux que nous rappelions tout à l'heure (¹).

(¹) Violette, *Comptes rendus*, 1865, t. LX, p. 831; etc.; Gernez, *Comptes rendus*, 1865, t. LX, p. 833; *ibid.*, 1875; t. LXXX, p. 1007; etc.; Lecoq de Bois-

VI.

La petitesse des « germes » cristallins qui suffisent à amorcer la cristallisation — à ensemencer, comme on l'a dit, la solution sursaturée ou le liquide surfroidi — est extrême : elle nous conduit tout à fait à l'ordre de grandeur des germes microbiens. Un travail récent et d'un grand intérêt, d'Ostwald, fournit à ce sujet des indications plus précises (1).

Ses expériences sur le surfroidissement ont été faites surtout avec le *salol :* il est aisé de répéter les principales d'entre elles et vous allez les voir se projeter sur le mur blanc, devant vos yeux (2).

Le salol (salicylate de phényle) est un corps cristallin, blanc, qui fond à 39°5. Une fois fondu, il reste indéfiniment liquide, à condition qu'on n'y laisse point tomber de fragment de la substance solide. En cet état, on peut, sans peine, en distribuer des gouttelettes sur des lames de verre et étudier leur façon de se comporter. Le frottement, même prolongé, avec un cheveu, un fil de verre ou de platine, un corps anguleux quelconque, n'amène dans les gouttelettes aucune cristallisation. Il en est tout autrement si ces objets ont été d'abord en contact avec un cristal de salol : ils sont maintenant devenus « actifs » et, dès qu'ils touchent le salol liquéfié, la cristallisation se trouve amorcée et se propage, comme

---

BAUDRAN, *Ann. de chimie et de physique,* 1869 (4), t. XVIII, p. 246; etc. — Voir, pour plus de détails, OSTWALD, *Lehrb. der allg. Chemie,* 2e éd., II, 2, pp. 379-388 (1897) et pp. 704-784 (1899), à qui j'emprunte ces renseignements historiques. Cet auteur indique, comme cause de la cicatrisation des cristaux, leur tendance à reconstituer un polyèdre pour lequel l'énergie superficielle est un minimum relatif. (*Op. cit.*, I, 1891, p. 940.)

(1) W. OSTWALD, *Studien über die Bildung und Umwandlung fester Körper.* (ZEITSCHR. FÜR PHYSIK. CHEMIE, 1897, XXII, pp. 289-330); ID., *Lehrb. der allg. Chemie,* 2e édit , II, 2, 1897, p. 383, et *ibid.*, II, 2, 1899, p. 754.

(2) Les projections et expériences étaient faites avec l'obligeant concours de mon assistant, M. Clautriau, auquel je tiens à renouveler ici mes remerciements. — On peut se procurer le salol, le bétol, l'hyposulfite de soude chez la plupart des droguistes ou pharmaciens.

vous le constatez, rapidement dans toute la gouttelette. Ce qui donne à ces objets l'« activité », ce sont d'imperceptibles parcelles cristallines de salol qui y adhèrent : aussi suffit-il de porter le fil de platine ou de verre à une température d'au moins 39°5 pour leur enlever instantanément cette propriété. On peut les « stériliser » dans la flamme, tout comme on le fait en bactériologie. Ils perdent aussi leur activité spontanément, après quelque temps, par suite de l'évaporation du salol.

Reste à déterminer la limite de petitesse que les « germes » de salol peuvent atteindre, sans être privés de leur pouvoir d'inoculation. Ostwald y est parvenu en se servant des procédés de dilution employés en homéopathie. Il triture d'abord une partie de salol avec neuf parties d'un corps indifférent (sucre de lait ou quartz pulvérisé); puis, une partie de ce mélange avec neuf parties du même corps; et ainsi de suite. Le salol forme, par conséquent, $\frac{1}{10}$ du premier mélange, $\frac{1}{100}$ du second, $\frac{1}{1000}$ du troisième, etc. Si l'on désigne ces dilutions successives, à la façon des homéopathes, par D1, D2, D3,... D*n*, on voit que chaque gramme de mélange contient respectivement $\frac{1}{10}, \frac{1}{10^2}, \frac{1}{10^3}, \cdots \frac{1}{10^n}$ gr. (ce qui s'écrit aussi, comme on sait : 10^{-n} gr,) de salol.

Or, on s'assure qu'un peu du mélange D5, fraîchement et soigneusement préparé, provoque à coup sûr la cristallisation d'une gouttelette surfroidie de salol. Comme on prend pour un tel essai environ 0.1 milligr. — soit 10^{-4} gr. — du mélange, il en résulte que les petits cristaux de salol, encore actifs, ne pèsent sûrement pas plus de $10^{-4} \times 10^{-5} = 10^{-9}$ gr., soit un millionième de milligramme. Le salol ayant à peu près le poids spécifique de l'eau, cette quantité correspond à un petit cube de 0.01 mm. de côté, c'est-à-dire 10μ (en désignant, comme le font les micrographes, le millième de millimètre ou micron par le signe μ). Un tel cube est du même ordre de grandeur que les microorganismes encore aisément visibles au microscope.

Mais le mélange D5 perd peu à peu son activité, probablement parce que la petite quantité de salol qui y est contenue, étant volatile, abandonne l'état solide et revêt désormais les grains de quartz ou de sucre de lait d'une mince couche gazeuse adhérente. Le salol existe encore dans la masse, comme on peut le prouver indirectement; il a seulement perdu son pouvoir d'inoculation. Après un jour ou deux, on constate que l'activité a aussi disparu de D4, tandis que D3 l'a conservée et la conservera d'une façon définitive.

L'hyposulfite de soude fondu et surfroidi présente les mêmes phénomènes que le salol. La dernière dilution encore active est ici D9; D10 ne l'est plus. D'après cela, Ostwald calcule que les petits germes cristallins d'hyposulfite de soude peuvent descendre jusqu'à 10^{-12} gr., soit un milliardième de milligramme; ce qui représente un cube d'hyposulfite ayant moins de 1 μ de côté.

Mais l'activité de ces dilutions extrêmes se perd également avec le temps et elle s'arrête, après quelques jours, à D5. Cela tient probablement à la décomposition partielle de l'hyposulfite (oxydation en sulfate, avec dépôt de soufre). Mieux encore que dans le cas du salol, cette modification durable subie par la substance fait songer à ce qui se passe à la longue chez les êtres vivants, et l'on serait presque tenté de parler d'une mort lente de ces germes cristallins.

Les expériences d'Ostwald, relatives aux solutions, ont porté principalement sur le chlorate de soude. 107 parties de ce sel dissoutes dans 100 parties d'eau constituent, à la température ordinaire, une solution sursaturée d'un maniement facile. La limite des germes cristallins encore efficaces est ici de 10^{-10} gr. environ, soit un dix-millionième de milligramme. Afin de s'assurer si tel objet — par exemple un fil de platine sur lequel on a laissé s'évaporer une solution très diluée de chlorate — porte de ces germes imperceptibles, et quel en est le nombre approximatif, notre auteur s'est encore inspiré de la bactériologie et a eu recours à un véritable procédé de culture. La solution sursaturée de chlorate est introduite dans un tube à essais; on la « stérilise » dans l'eau bouillante, on laisse refroidir, et c'est dans ce « bouillon de culture » que l'on déposera l'objet à essayer. Chacun des petits cristaux de chlorate qu'il porte devient un centre de cristallisation et, s'ils ne sont pas trop nombreux, on pourra compter le nombre de colonies cristallines qui se développent de la sorte.

VII.

Lorsque l'on voit un corps, tel que le chlorate de soude, rester imperturbablement liquide dans la solution sursaturée dont nous parlions tantôt, et ne prendre la forme solide que si l'on y sème un germe cristallin, — tout comme un liquide organique ne se peuple que si un germe vivant vient à y tomber, — il est naturel qu'on se demande comment est né, pour chaque substance, le premier cristal. Mais ici nous pouvons résoudre la question, cette torturante question qui demeure en suspens pour les organismes, et répondre : *par génération spontanée.*

Il suffit de concentrer, en l'évaporant, notre solution de 107 °/₀ de chlorate : un moment arrive où, même à l'abri des germes, elle dépose une partie de son sel à l'état cristallin.

Dans une telle solution, la génération spontanée se produit donc lorsqu'un ensemble déterminé de conditions se réalise, tandis qu'elle n'a pas lieu pour une concentration plus faible ou une température plus élevée. De Coppet, qui a étudié à ce point de vue, en 1872, les solutions sursaturées de sel de Glauber, a trouvé que leur cristallisation spontanée survient à une température d'autant plus élevée qu'elles sont plus concentrées : l'écart entre la température pour laquelle la solution est saturée et celle pour laquelle elle cristallise spontanément est approximativement constant et vaut environ 12 degrés. Cependant, la quantité de solution sur laquelle on expérimente joue aussi son rôle : toutes choses égales, le premier cristal se forme plus tôt dans de grandes que dans de petites masses de liquide. Les actions mécaniques ne sont pas non plus sans influence : pour parler avec Ostwald, elles rétrécissent les limites entre lesquelles la solution peut rester sursaturée. Ainsi, le frottement, les chocs même violents ne provoquent pas la cristallisation quand la sursaturation est faible; mais il n'en est plus de même, comme l'a montré Gernez, lorsque la sursaturation est considérable. Pour les corps susceptibles de cristalliser sous deux formes différentes, on peut parfois faire naître à volonté telle ou telle forme, suivant que l'action mécanique est plus ou moins intense : dans les solutions sursaturées de chlorure de calcium, un frottement léger contre la paroi du vase, au moyen d'une baguette métallique, fait apparaître des cristaux à quatre molécules d'eau de cristallisation, tandis qu'un frottement plus fort amène la formation des cristaux à six molécules d'eau (1).

Tels sont les principaux points établis par de Coppet et par Gernez. Les problèmes que suscitent les liquides surfroidis ou sursaturés sommeillèrent ensuite pendant un certain temps. Leur étude a été reprise avec une nouvelle ardeur depuis quelques années et, après les recherches si suggestives d'Ostwald, révélant l'étonnante petitesse des germes amorceurs, l'influence de la température dans la « génération spontanée » de ces germes a fait l'objet d'un important travail de Tammann, de l'Université de Youriew (Dorpat) (2). Comme vous allez le voir, ses expériences avec le *bétol* (salicylate de β naphtyle) surfroidi sont particulièrement élégantes et faciles à reproduire.

Le point de fusion de ce corps est plus élevé que celui du salol : il est de 96°. Fondu vers 100° et maintenu dans de petits tubes scellés après la fusion, puis refroidi, il demeure liquide pendant un temps plus ou moins considérable. Mais, tôt ou tard, suivant la température et la masse de liquide employée, on y voit apparaître quelques centres cristallins, d'où la solidification se propage peu à peu dans toute la masse. Pour un même volume de liquide, le nombre de ces centres de cristallisation croît avec le surfroidissement, atteint un maximum et décroît ensuite assez vite. Dans le cas du bétol, la température la plus favorable, — celle qu'on appellerait en langage biologique : la température optimum pour la génération spontanée de ses cristaux, — est aux environs de + 10°. Au-dessus ou au-dessous, le phénomène va s'effaçant et, déjà aux températures supérieures à 25° ou inférieures à — 5°, on peut conserver liquide, pendant longtemps, le bétol surfroidi. Pour une même température, le nombre de germes est à peu près proportionnel au temps d'exposition. Un certain volume de liquide, par exemple, qui, exposé deux minutes à 10°, avait donné naissance à sept ou huit germes, en présentait une vingtaine après quatre minutes, une trentaine après six minutes d'exposition. En outre, Tammann a constaté que de petites quantités de substances étrangères, soit solubles, soit même insolubles (telles que le cristal de roche ou le verre), suffisent à modifier beaucoup le nombre de germes, tantôt en l'augmentant, tantôt en le diminuant.

---

(1) de Coppet, *Bull. Soc. chim.*, XVII, p. 146, 1872, et *Ann. chim. et phys.*, (5), 6, p. 275, 1875; — Gernez, *Comptes rendus*, 1877, t. LXXXIV, p. 1389; — Ostwald, *Op. cit.*, 2e éd., II, 2, pp. 751 et 769.

(2) G. Tammann, *Ueber die Abhängigkeit der Zahl der Kerne, welche sich in verschiedenen unterkühlten Flüssigkeiten bilden, von der Temperatur.* (Zeitschr. für physik. Chemie, 1898, XXV, pp. 441-479.) — Ce mémoire et celui d'Ostwald (voir note 1, page 75) ont été très bien résumés et appréciés par Crismer, dans la *Revue de l'Université de Bruxelles*, respectivement 1899, IV, p. 561, et 1898, III, p. 452.

Mais les températures les plus favorables à la génération des cristaux ne sont pas les plus propices à leur rapide accroissement : l'optimum pour la croissance est notablement plus élevé que l'optimum pour la génération. Comme les germes cristallins nouvellement formés sont invisibles à l'œil nu, il faudrait donc attendre très longtemps pour qu'il fût possible de les observer et de les compter. Voici des tubes qui ont séjourné depuis plusieurs minutes à 10° environ : ils vous paraissent encore absolument limpides. Portons-les, comme s'il s'agissait d'une culture de microbes, à une température d'incubation convenable, à 70° environ, et vous voyez qu'en quelques instants les germes ont suffisamment grandi pour troubler toute la masse du liquide. Et notez que si nous conservons nos tubes à 70° sans les avoir au préalable portés à la température basse, favorable à la naissance des germes, aucune cristallisation de bétol ne s'y manifeste même au bout d'une attente assez longue.

Pour le salol surfroidi, on ne connaît pas encore les conditions exactes dans lesquelles la génération spontanée de cristaux devient possible; mais le semis d'un germe cristallin suffit, nous l'avons vu, à y amener la cristallisation, dès qu'on est descendu au-dessous de 39°5.

On peut distinguer ainsi deux domaines pour les solutions sursaturées ou les liquides surfroidis : dans l'un, ils ne forment de cristaux que si l'on amorce au moyen de germes cristallins; dans l'autre, la présence de ces germes n'est pas nécessaire. Ce sont deux façons diverses d'instabilité. Sans examiner ici la question soulevée mais non résolue par Ostwald, de savoir si les deux états sont ou non distincts d'une manière absolue, on peut, à son exemple, parler dans le premier cas d'*équilibre métastable :* c'est le domaine de la génération par germes ou filiation; tandis que le second cas représente l'*équilibre labile* d'Ostwald : c'est le domaine de la génération sans germes ou génération spontanée (¹).

VIII.

Imaginons un liquide qui se trouve dans le domaine métastable : aucune cristallisation ne s'y manifeste jusqu'à ce qu'un jour, quelque part dans le monde, une circonstance fortuite l'ait amené dans le domaine labile et y ait fait apparaître un premier cristal. Mais, à dater de ce moment, on pourra y transplanter, en tous les lieux du globe, des parcelles issues du cristal primitif et la cristallisation pourra s'obtenir partout.

Tel est le cas d'un liquide familier à chacun de nous : la glycérine.

Mon savant collègue, le professeur Spring, a bien voulu appeler mon attention sur ce corps. Il n'est généralement connu

---

(¹) Ostwald, *Lehrb. der allg. Chemie,* 2ᵉ éd., II, 2, 1897, pp. 291 et 349; et II, 2, 1899, pp. 705, 773-777, 783-784.

qu'à l'état liquide et supporte de très grands froids sans se solidifier. Il peut cependant prendre la forme de cristaux rhombiques, mais la plupart des ouvrages de chimie ne disent rien ou presque rien des circonstances curieuses dans lesquelles sa cristallisation s'est produite; j'ai eu quelque peine à réunir même d'assez maigres renseignements à ce sujet (¹).

C'était au commencement de 1867. Au cœur de l'hiver, des tonneaux de glycérine concentrée (provenant probablement de la fabrique de MM. Sarg, de Vienne) avaient été envoyés en Angleterre. Lorsqu'on voulut, à leur arrivée, en faire écouler le liquide, on constata avec surprise que la glycérine s'était solidifiée : elle s'était transformée en aiguilles cristallines blanches. Les cristaux furent montrés à la Société chimique de Londres. Crookes publia le fait dans le *Chemical News* et attribua cette cristallisation, qu'on n'avait jamais observée auparavant, à l'action du froid et aux secousses subies pendant le transport en chemin de fer.

L'étonnement grandit quand on sut que ces cristaux, très déliquescents, ne fondent réellement qu'à 17-18°. Ainsi, à 0°, à 10°, à 15° déjà, la glycérine se trouve au-dessous de son point de solidification : elle est surfroidie! On a beau la refroidir pourtant jusqu'à — 20° ou davantage : elle devient de plus en plus visqueuse, presque solide même, mais elle ne cristallise pas. Introduit-on, au contraire, dans le liquide une parcelle de glycérine cristallisée, aussitôt la cristallisation commence. Elle se fait à — 20° avec une extrême lenteur; vers 0°, elle est plus rapide, bien qu'elle exige encore des heures entières pour s'achever dans une petite masse de liquide : une élévation de température augmente ainsi la vitesse d'accroissement des cristaux, comme nous l'avons vu pour le bétol.

Quoi qu'il en soit, une fois qu'un hasard favorable nous a pro-

---

(¹) En dehors des quelques notices qui vont être citées, des renseignements m'ont été obligeamment fournis par mes collègues : Spring, professeur de chimie à l'Université de Liége, et Hoogewerff, professeur de chimie à l'École polytechnique de Delft; ainsi que par les directeurs de la grande fabrique de glycérine F.-A. Sarg's Sohn et C^ie^, à Vienne.

curé les cristaux, il est relativement facile de les « semer » et de les « cultiver » dans la glycérine liquide, froide. Lors du Congrès des naturalistes hollandais, à Utrecht, en 1891, le professeur Hoogewerff en montra un grand flacon obtenu de la sorte et qui attira tous les regards. Voici un bel échantillon que je dois à son amabilité.

L'industrie s'est même emparée de la méthode, et la fabrique Sarg et Cie fait cristalliser la glycérine, pour la purifier, en y ajoutant intentionnellement des cristaux, d'après un procédé breveté dû au professeur Kraut, de Hanovre.

La naissance spontanée de cristaux de glycérine, telle qu'on l'avait constatée en Angleterre, en 1867, est, en somme, un phénomène assez rare. Il s'est produit également dans un envoi fait en Russie, à ce que MM. Sarg m'ont écrit, et dans une fabrique, en France, à Saint-Denis (1).

Les conditions dans lesquelles cette génération spontanée de cristaux devient possible pour la glycérine ne sont pas encore définies et l'on ne sait au juste comment la forcer à entrer dans le domaine labile. Bien qu'Armstrong paraisse avoir réussi, en 1876, à obtenir une masse cristallisée de 40 livres par l'application simultanée du froid et des secousses sur un chemin de fer, et que van Hamel Roos ait vu, à la même époque, une masse cristalline de 56 livres (¹), ce n'est point encore une expérience que l'on réalise à volonté.

---

(1) Crookes, *Chemical News*, avril 1867, p. 183, et *Bull. Soc. chim.*, Paris, 1867, t. VII, p. 428. — J. H. Gladstone, *Note on crystallised glycerine*. (Journ. chem. Soc., sér. 2, t. V, 1867, p. 384.) (Contrairement à ce qu'indiquent quelques ouvrages, Gladstone dit simplement dans cette note que la glycérine cristallisée, une fois qu'elle est tout à fait fondue, supporte — 18° C. sans se recristalliser; mais que si la fusion des cristaux n'est pas complète, la recristallisation se fait lentement.) — Henninger, *Bull. Soc. chim.*, Paris, t. XXIII, p. 434. (C'est Henninger qui dit que sa glycérine solide avait été obtenue accidentellement dans une fabrique de Saint-Denis.) — Fr. Nitsche, *Notice sur la glycérine*. (Moniteur scientif. de Quesneville, 1874, p. 222.) (On trouve ici l'indication que la glycérine qui cristallisa en 1867 provenait de la fabrique Sarg.) — V. von Lang, *Ueber Glycerin-Krystalle* (Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, 1874, t. LXIX, II. Abth., p. 814) et *Poggend. Annal.*, 1874, t. CLII, p. 637.

N'aperçoit-on pas, dès lors, la singulière analogie qu'il y a entre les cristaux de glycérine et une espèce vivante? Comme celle-ci, l'espèce cristalline est apparue à un certain moment; dans un terrain convenable et dans des conditions propices, elle peut se multiplier d'une façon illimitée; et si, dans tous les endroits où il en existe des représentants, la température s'élevait au-dessus de 18°, ce léger échauffement détruirait tous les individus cristallins et, du coup, l'espèce serait éteinte — jusqu'à ce que les conditions de sa génération spontanée se trouvassent de nouveau réunies.

IX.

Il est temps de tirer les conclusions de notre étude.

La génération spontanée nous apparaît comme un inéludable postulat. Les insuccès passés ne sauraient nous faire désespérer et admettre que la route soit sans issue. Car, au point de vue de la synthèse chimique, la question de la génération spontanée n'est

---

(¹) ARMSTRONG, dans *Ber. d. chem. Ges.*, 1876, p. 280. — P.-F. VAN HAMEL ROOS, *Crystallised glycerine* (CHEM. NEWS, 11 févr. 1876, p. 57, et 24 mars 1876, p. 126); ID., *Journ. Chem. Soc.*, 1876, vol. I, p. 651. (D'après VAN HAMEL ROOS, *Chemical News*, 1876, p. 57, et R. WAGNER, *Nouveau traité de Chimie industrielle*, trad. franç., t. II, 1873, p. 519, Wöhler aurait aussi observé, en 1867, des cristaux de glycérine. Mais, malgré mes recherches, je n'ai pu trouver aucune publication de Wöhler, aux environs de 1867, où il en soit fait mention. Il est vrai que la plupart de nos bibliothèques publiques sont fort pauvres en ouvrages et en revues scientifiques modernes : ainsi, la Bibliothèque royale de Belgique ne possède, d'une façon complète, ni le *Bulletin de la Société chimique* de Paris, ni le *Chemical News*, ni le *Journal of the Chemical Society*. Dans ces conditions, toute recherche bibliographique devient extraordinairement longue, fastidieuse et incertaine.)

pas mûre; au point de vue dynamique, nous n'avons probablement pas réussi jusqu'à présent à entrer dans le domaine de l'équilibre labile et nous sommes restés dans celui de la métastabilité où il n'y a point d'espoir d'aboutir.

Si donc la génération spontanée est encore irréalisée dans nos laboratoires, rien ne prouve qu'elle soit à jamais irréalisable.

HÉRÉDITÉ D'UN CARACTÈRE ACQUIS

CHEZ

UN CHAMPIGNON PLURICELLULAIRE

D'APRÈS

les expériences de M. le Dr Hunger, faites à l'Institut botanique de Bruxelles

PAR

L. ERRERA (1)

Admise par Lamarck comme le facteur principal de l'évolution des organismes, acceptée par Darwin comme un mode accessoire auprès de la sélection naturelle, la transmission héréditaire des caractères acquis est, on le sait, rejetée d'une manière complète par Weismann et par ceux qui forment, avec lui, ce que l'on a appelé l'école néo-darwinienne.

Il est inutile d'insister sur l'importance de ce problème qui touche non seulement à la genèse des espèces, mais encore, par la question de l'influence de l'exercice, à toute l'éducation, et, par celle de l'influence des milieux, à toute l'hygiène.

I.

La théorie de Weismann (2) repose, en dernière analyse, sur la différence entre les cellules reproductrices et les autres cellules corporelles : celles-là forment le substratum immortel de l'espèce, celles-ci n'en sont que l'incarnation éphémère; les variations de celles-là se transmettraient aux descendants, les modifications de celles-ci ne survivraient pas à l'individu.

---

(1) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des sciences), nº 2, pp. 81-102, 1899.

(2) Les citations se référeront presque exclusivement à la collection, publiée en anglais, des principaux travaux de Weismann sur l'hérédité, savoir : *Essays upon Heredity and kindred biological problems*, Oxford, 1889; — *Id.*, vol. II, Oxford, 1892; — *The Germ-plasm*, Londres, 1893.

Une telle distinction est relativement facile chez les animaux supérieurs; elle l'est moins chez les animaux inférieurs; moins encore chez beaucoup de plantes : de Vries en a déjà fait la remarque. Aussi n'est-il pas étonnant que ce soit parmi les botanistes que les idées de Weismann ont rencontré l'opposition la plus tenace (1).

Du reste, Weismann admet lui-même, dans ses écrits plus récents, certains tempéraments à cette antithèse entre les deux sortes de cellules : les « germinatives » (reproductrices) et les « somatiques » (corporelles). Lors de la division de l'œuf, dit-il, l'*idioplasme germinatif* ne se transforme pas tout entier en *idioplasme somatique :* « une très petite portion demeure inaltérée et est transmise à l'une ou à l'autre des cellules filles, mélangée à l'idioplasme de son noyau, mais inactive, pour traverser de la même manière une série plus ou moins longue de cellules, jusqu'à ce que cette portion arrive enfin aux cellules auxquelles elle imprime le caractère de cellules reproductrices et où elle redevient active (2) ».

Cette notion permet d'expliquer que les cellules destinées à former plus tard, directement ou indirectement, des cellules reproductrices, participent déjà aux propriétés de celles-ci; mais il n'en reste pas moins difficile de comprendre que des cellules absolument étrangères à la reproduction dans le cours normal des choses, puissent, en cas de besoin, donner naissance à un nouvel individu. Or, c'est ce qu'il est aisé d'observer, aussi bien chez les Phanérogames que chez les Mousses, les Champignons et d'autres plantes inférieures. Tel est le cas, par exemple, pour les cellules de beaucoup de feuilles adultes (*Hyacinthus*, *Begonia*, etc., etc.) ([1]), pour les boutures de racines, etc. Vöchting, à qui nous devons tant d'expériences intéressantes sur cette matière, résume ses recherches en disant ([2]) que tout fragment, même fort petit, de racine, de tige ou de feuille peut, dans des conditions convenables, reconstituer la plante. Et l'inverse se présente aussi : des cellules reproductrices asexuelles ou même sexuelles peuvent être forcées expérimentalement à reprendre la vie végétative et à redevenir simplement somatiques ([3]).

---

(1) Outre de Vries, *Intracellulare Pangenesis*, Jena, 1889, on peut citer : Vines, *Lectures on the Physiology of Plants*, Cambridge, 1886, pp. 660 sqq.; Id., *Nature*, 24 octobre 1889, pp. 621 sqq.; Detmer, *Pflüger's Archiv*, Bd XLI, 1887, p. 203; Hoffmann, *Biolog. Centralbl.*, VII, 1er janvier 1888; Klebs, *Ueber das Verhältniss des männlichen und weiblichen Geschlechts in der Natur*, Jena, 1894, pp. 29-30; Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, 2e édit., I, 1897, p. 49.

(2) Weismann, *Tages-Probleme* (Biolog. Centralbl., 1er mars 1890, p. 11); ou *Essays*, vol. II, 1892, p. 84.

La conclusion paraît évidente : chez un très grand nombre de végétaux, la différence entre les cellules somatiques et reproductrices est loin d'être absolue ([4]). Croissance, propagation végétative, reproduction asexuelle, reproduction sexuelle sont des phénomènes qui se rattachent intimement l'un à l'autre.

II.

Chez les organismes unicellulaires, la même cellule remplissant toutes les fonctions est à la fois « somatique » et « reproductrice ». Lorsqu'elle se divise en deux, les modifications qu'elle a subies pourront naturellement se transmettre aux deux individus ainsi constitués. Nous possédons aujourd'hui plusieurs exemples certains de cette sorte d'hérédité chez des êtres unicellulaires : je me borne à en rappeler quelques-uns.

Après les travaux mémorables de Pasteur sur l'atténuation expé-

---

([1]) BEIJERINCK, *Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen.* (NEDERL. KRUIDK. ARCHIEF, 2, III, 1882, p. 452.)

([2]) VÖCHTING, *Ueber Organbildung im Pflanzenreich*, I, 1878, p. 251.

([3]) Voir, par exemple, les expériences de KLEBS, *Die Bedingungen der Fortpflanzung, etc.*, 1896, p. 247 et passim.

([4]) Cf., pour le règne animal, O. HERTWIG, *Zeit- und Streitfragen der Biologie.* I. *Präformation oder Epigenese*, 1894, p. 79.

rimentale de la virulence chez le Bacille du charbon et chez celui du choléra des poules, on réussit à modifier, soit temporairement, soit définitivement, un grand nombre de micro-organismes. Par la culture à haute température (42-43°), le *Bacillus Anthracis* perd peu à peu sa virulence et ne forme plus de spores ; de ces deux changements, le premier se conserve assez fidèlement lorsque le Bacille est maintenant ensemencé à une température plus favorable (30°), le second ne persiste pas (1). Mais on peut le rendre permanent en cultivant le Bacille, comme l'ont fait Chamberland et Roux (2), en présence de petites quantités d'acide phénique ou de bichromate de potasse : il reste désormais « asporogène », même dans les conditions de culture les plus propices à la production des spores. Quelques années plus tard, en 1887, Schottelius (3) montre qu'une quinzaine de cultures successives à 38-39° font perdre, d'une façon presque générale, au *Micrococcus prodigiosus* la faculté de fabriquer sa matière colorante rouge ; et Kossiakoff (4) établit, la même année, qu'on peut accoutumer héréditairement divers microbes à supporter des doses croissantes d'antiseptiques. Puis viennent les recherches de Wasserzug : suppression héréditaire de la fonction chromogène chez le *Bacillus pyocyaneus*, sous l'influence combinée du temps et d'antiseptiques faibles (1); résultat semblable pour le *Micrococcus prodigiosus* (2); passage durable, chez ce dernier microbe, en quelques cultures, de la forme microcoque à la forme bacillaire, par l'effet d'un chauffage intermittent à 50° et d'un milieu acide; constatations analogues pour le Bacille du lait bleu (*Bacillus cyanogenus*) et pour un Bacille vert, tandis que le Bacille du charbon, dans les mêmes conditions, forme, au contraire, des bâtonnets courts, pareils à ceux qu'on observe dans le sang charbonneux (3).

---

(1) Pasteur, Chamberland et Roux, *Comptes rendus*, t. XCII, 1881, p. 429. — Voir aussi Phisalix, *Comptes rendus*, t. CXIV, 1892, p. 684, et t. CXV, 1892, p. 253.

(2) Chamberland et Roux, *Comptes rendus*, t. XCVI, 1883, p. 1088; Roux, *Bactéridie charbonneuse asporogène*. (Annales de l'Institut Pasteur, t. IV, 1890, p 25.) — En contestant qu'il s'agisse ici d'une race nouvelle, asporogène, Alfred Fischer [*Untersuchungen über Bakterien* (Pringsheim's Jahrb., XXVII, 1894, pp 58-60 et *Vorlesungen über Bakterien*, 1897. p. 27] n'a pas assez tenu compte de la différence entre l'effet d'une haute température et celui d'un antiseptique sur le *Bacillus Anthracis* : celui-là est passager, mais celui-ci est durable.

(3) Schottelius, *Biologische Untersuchungen über den* Micrococcus prodigiosus. (Festschrift für A. von Kölliker, Leipzig, 1887.)

(4) Kossiakoff, *De la propriété que possèdent les microbes de s'accommoder aux milieux antiseptiques.* (Annales de l'Institut Pasteur, t. I, octobre 1887, p. 465.)

L'influence durable de la lumière sur la fonction chromogène a été mise en évidence par Laurent (4), après qu'Arloing (5) eut montré l'action atténuatrice qu'elle exerce sur la virulence du Bacille du charbon. D'après Laurent, les cultures du *Micrococcus prodigiosus* et du Bacille rouge de Kiel se décolorent quand on les expose à la radiation solaire; cette modification, passagère chez le premier, est permanente chez le second, du moins dans certaines conditions.

Il y a lieu de citer encore, dans cette énumération très incomplète, les recherches de Gessard, qui obtient, par l'influence des milieux, quatre races du *Bacillus pyocyaneus :* l'une produisant le pigment bleu (pyocyanine) seul, l'autre le pigment vert fluorescent seul, la troisième donnant à la fois pyocyanine et fluorescence, et la quatrième ne donnant ni pyocyanine ni fluorescence (6); résultats bientôt étendus par l'auteur au microbe du lait bleu (7).

---

(1) WASSERZUG, *Sur la formation de la matière colorante chez le* Bacillus pyocyaneus. (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. I, décembre 1887, p. 590.)

(2) ID., *Variations de forme chez les Bactéries*. (IBID., t. II, 1888, p. 79.)

(3) WASSERZUG, *Variations durables de la forme et de la fonction chez les Bactéries*. (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. II, 1888, p. 155.)

(4) EM. LAURENT, *Étude sur la variabilité du Bacille rouge de Kiel*. (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. IV, 1890, p. 465) ou t. III du présent *Recueil*.

(5) ARLOING, *Archives de physiologie*, 1886, p. 232.

(6) GESSARD, *Des races du Bacille pyocyanique*. (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t V, 1891, p. 70.)

(7) GESSARD, *Fonctions et races du Bacille cyanogène*. (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. V, 1891, p. 741.)

Enfin, l'on sait que tout récemment Vincent, pour le règne animal, Laurent, pour les plantes, ont démontré que l'on peut, par une « éducation » convenable, rendre pathogènes des microbes tout à fait inoffensifs (¹) : c'est précisément la contre-partie de l'atténuation des virus.

Les Bactéries ne sont pas seules, parmi les êtres unicellulaires, à présenter de ces modifications acquises qui deviennent héréditaires; les Levures et même les cellules isolées appartenant à des animaux supérieurs, telles que les leucocytes, en offrent aussi des exemples.

Pour les Levures (*Saccharomyces*), nous savons notamment par les expériences de Laurent, exécutées en partie dans mon laboratoire, que ces Champignons peuvent être héréditairement accoutumés à des doses croissantes, soit d'alcool, soit de matières salines (²). De même, les leucocytes des animaux immunisés — comme il résulte des recherches de Massart, faites aussi en partie à l'Institut botanique de Bruxelles — transmettent à leurs descendants les propriétés qu'ils ont acquises (³).

III.

Plusieurs des organismes dont nous venons de parler sont des êtres *aspores* par nature ou rendus *asporogènes* par culture : ils ne forment pas autre chose que des cellules végétatives. Cette absence de spores caractérisées, que l'on constate chez bon nombre d'uni-

---

(¹) VINCENT, *Sur les aptitudes pathogènes des microbes saprophytes.* (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. XII, décembre 1898.) — LAURENT, *Recherches expérimentales sur les maladies des plantes.* (IBID., t. XIII, janvier 1899.)

(²) LAURENT, *Recherches physiologiques sur les Levures.* (MÉM. DE LA SOCIÉTÉ BELGE DE MICROSCOPIE, t. XIV, 1890. pp. 77, 87.)

(³) MASSART, *Le chimiotaxisme des leucocytes et l'immunité.* (ANN. DE L'INSTITUT PASTEUR, t. VI, 1892, p. 324). — Voir aussi Mˡˡᵉ ÉVERARD, DEMOOR et MASSART, *Sur les modifications des leucocytes dans l'infection et dans l'immunisation.* (IBID., t. VII, 1893, p. 184.)

cellulaires, se présente également, soit d'une façon permanente (*Oscillaria*, etc.), soit à certains états de développement (*Sclerotinia*, etc.), chez divers végétaux pluricellulaires; ici encore, il n'y a aucune difficulté à admettre la transmission des propriétés acquises, et l'accroissement graduel de la virulence dans les mycéliums de *Sclerotinia* en offre un bon exemple (¹).

Mais il ne faudrait pas croire que la formation de spores soit un obstacle à une telle transmission. Ainsi, le *Bacillus mesentericus vulgatus*, rendu peu à peu virulent, transmet sa virulence par ses spores (²). Néanmoins, comme dans ces organismes peu différenciés ce sont les mêmes cellules qui, après avoir été purement végétatives, deviennent reproductrices et prennent les caractères de spores, ces faits seraient sans doute récusés par Weismann et ses partisans.

IV.

Il importe donc d'examiner ce qui a lieu pour des organismes différenciés, *sporifères* (³), chez lesquels il y a des cellules reproductrices et des cellules corporelles parfaitement distinctes.

Il convient aussi de bien s'entendre sur le sens de l'expression : *caractères acquis*. Avec Weismann, je ne désigne par là que les caractères *imposés* par les facteurs externes ou, comme il le dit, « les caractères qui ne sont pas préformés dans le germe, mais qui proviennent d'influences spéciales affectant le corps ou certaines de ses parties (⁴) ».

Je me trouve, par conséquent, d'accord avec l'éminent naturaliste de Fribourg-en-Brisgau pour ne point faire rentrer dans cette

---

(¹) LAURENT, *Recherches expérimentales sur les maladies des plantes.* (ANNALES DE L'INSTITUT PASTEUR, t. XIII, 1899, p. 43.)

(²) VINCENT, *loc. cit.*, p. 793.

(³) Les termes : *Aspores, Sporifères,* d'après mon *Sommaire du Cours de botanique,* 1898, p. 34.

(⁴) WEISMANN, *Germ-plasm,* 1893, p. 392.

catégorie les variations qui se produisent, à la longue, sous l'action *indirecte* des conditions ambiantes. Ainsi, lorsque les plantes, après plusieurs générations de culture sous des conditions nouvelles, se mettent à varier en tous sens dans leurs semis, ces variations, partiellement héréditaires, ne sont pas un effet direct du milieu sur le végétal, mais un résultat secondaire, indirect, du changement éprouvé par les cellules reproductrices ; ce ne sont point des caractères acquis, au sens véritable du mot.

Nous voici maintenant en mesure de formuler nettement le problème :

Une modification acquise par les cellules corporelles d'un être différencié peut-elle retentir sur les cellules reproductrices de telle manière qu'elle se transmette d'une façon plus ou moins complète, par celles-ci, à la génération suivante ?

Cette transmission ne se fait certainement pas dans tous les cas, et Weismann a eu l'incontestable mérite de montrer que la plupart des exemples qu'on croyait pouvoir en citer ne résistent pas à un examen critique. Non seulement il n'a laissé debout aucune des prétendues preuves de l'hérédité des blessures et mutilations (¹), mais il assure qu'il n'existe aucun fait établissant la transmission d'une modification acquise quelconque. Des trois sortes de modifications que le corps peut subir, d'après lui : les blessures, les variations fonctionnelles et celles qui dépendent des influences du milieu, — aucune ne se communique aux cellules reproductrices et ne devient transmissible (²).

Il va plus loin : il ne se contente pas de regarder une telle transmission comme non prouvée, il la déclare *a priori* invraisemblable et même impossible (³). C'est beaucoup dire. Car Weismann admet que le milieu peut provoquer des variations dans les cellules reproductrices et que ces variations-là se transmettent — et même, selon lui, se transmettent seules — héréditairement. Or,

---

(¹) Weismann, *Essays*, I, 1889, p. 419.

(²) Id., *Germ-plasm*, pp. 392-393, 395.

(³) Id., *Essays*, I, pp. 80, 387 ; Id., *Germ-plasm*, pp. 392-393.

il est clair que le mot *milieu* doit être pris ici dans son sens le plus large; on ne voit donc pas pourquoi les cellules corporelles, qui font assurément partie du milieu (lato sensu) pour les cellules reproductrices, ne pourraient point, par leurs modifications, en amener également dans celles-ci.

Mais, répond Weismann (¹), combien il est improbable que le changement invisible provoqué dans le plasma germinatif par une altération des cellules somatiques, soit précisément celui qui convienne pour faire réapparaître la même altération des cellules somatiques dans la génération suivante !

En vérité, au moins dans certains cas, cela n'est pas aussi invraisemblable qu'on peut le croire d'abord. S'agit-il, par exemple, d'un ensemble de modifications présentées par les cellules corporelles en réponse à de nouvelles conditions de température, de pression, de milieu nutritif, etc., on conçoit sans trop de peine, à ce qu'il me paraît, que le *soma* ainsi modifié donne en quelque sorte son empreinte aux germes qu'il va produire, et que ceux-ci, à leur tour, transmettent cette empreinte, en tout ou en partie, à la génération suivante.

V.

Connaît-on des cas de ce genre? Jusqu'ici, assurément, pas beaucoup.

Le *Lotus corniculatus crassifolius*, forme xérophile, à feuilles charnues, que l'on trouve dans nos dunes, semé à Bruxelles, retourne au type dès la première génération. Il en est de même pour le *Matricaria maritima*, qui redevient *Matricaria inodora* dès qu'on l'a semé à Paris (²).

En revanche, il y a une certaine transmission de la précocité

(¹) Weismann, *Germ-plasm*, p. 393.

(²) Massart, *La biologie de la végétation sur le littoral belge*. (Bull. de la Soc. royale de bot. de Belgique, t. XXXII, 1893, I, p. 40.)

acquise peu à peu par les plantes dans le Nord, sur laquelle nous possédons, grâce à Schübeler, des renseignements précis. L'Orge (*Hordeum vulgare*), par exemple, à qui il faut 117 jours pour mûrir dans le midi de la Norvège (59°47′ lat. N.), par 11°7 de température moyenne de mai à août, n'en emploie plus que 101 à 102 à Bodö (67°17′), avec une température moyenne de 9°7 ; 98 à Strand (68°46′) et à Skibotten (69°28′), par une chaleur de 10°8 en moyenne; enfin, dans le Syd-Varanger, au 70e degré de latitude environ, 76 jours lui suffisent par une température moyenne de 11°. Cette accélération est due sans doute, pour la plus grande part, à la clarté continue des étés circumpolaires (1), et ce qu'il y a d'intéressant, c'est qu'elle se conserve pendant trois ou quatre générations, si l'on sème maintenant dans un lieu plus méridional les graines graduellement acclimatées au Nord. De l'Orge provenant d'Alten, tout au nord de la Norvège (70° lat. N.), n'a employé que 55 jours à Christiania, par une température moyenne de 14°1, depuis le moment des semailles jusqu'à celui de la maturité complète, alors que la durée normale pour Christiania est de 85 à 90 jours (2). Il s'est donc formé, au moins temporairement, par la culture dans le Nord, une sorte de *race physiologique*, selon le mot d'Alphonse de Candolle.

Comme ces faits paraissent n'être pas extrêmement connus des naturalistes, il est utile d'ajouter qu'ils ont été confirmés par A. de Candolle, par Wittmack (3) et d'autres. Ce dernier a constaté, par exemple, que du Blé d'été (*Triticum vulgare ferrugineum*) provenant originairement de Stockholm et cultivé depuis deux ans seulement à Umeå, en Suède, vers le 64e parallèle, y a mûri en 90 jours en moyenne. Transporté plus au sud, à Zubikowo, en Posnanie, il n'y a mis que 91 jours à mûrir, alors qu'une variété analogue (*T. vulgare lutescens*), mais issue de graines récoltées en Allemagne, employait en cet endroit 11 jours de plus (1).

---

(1) [Elle est due aussi, d'après LEMSTRÖM, *De l'influence de l'électricité sur la végétation* (trad. VAN BIERVLIET, Louvain, 1902), à l'action favorable de l'électricité atmosphérique, plus intense dans les hautes latitudes.]

(2) SCHÜBELER, *Die Pflanzenwelt Norwegens*, I, 1873, pp. 52 sqq. — Les chiffres ci-dessus sont, en partie, des moyennes que j'ai calculées. (*Revue de l'horticulture belge et étrangère*, 1877.)

(3) A. DE CANDOLLE, *Comptes rendus*, 7 juin 1875 ; ID., *Sur l'existence des races physiologiques dans les espèces végétales à l'état spontané*. (ARCH. DES SCIENCES PHYS. ET NAT. DE GENÈVE, 15 janvier 1878.) — WITTMACK, *Botanische Zeitung*, 1876, p. 823 ; ID., *Landw. Jahrbücher*, t. V.

Parmi les données, peu nombreuses jusqu'à présent, qui indiquent clairement une transmission des caractères acquis chez des organismes pluricellulaires, nous devons mentionner encore les expériences récentes de Julien Ray (2). Elles ont porté surtout sur le *Sterigmatocystis alba*.

Les conidies de ce Champignon (provenant d'un fromage moisi), semées dans une solution de glycose, s'y développent lentement : les fructifications n'y apparaissent qu'au bout de quinze jours. Si l'on répète maintenant la culture en solution de glycose, on voit le développement s'accélérer de génération en génération, comme si l'organisme s'adaptait à ce nouveau milieu : à la sixième culture, on constate déjà, après huit jours, un développement plus abondant que, tantôt, après quinze. La durée de développement décroît encore un peu pendant quelques générations et atteint alors un état stable. En même temps, les caractères morphologiques du *Sterigmatocystis* se sont progressivement modifiés, et cela dans l'ordre suivant : le pied de l'appareil conidifère devient moins distinct, la tête renflée de cet appareil s'efface, puis les basides et les stérigmates se différencient de moins en moins; à la fin, il ne reste plus qu'un petit pinceau de chapelets de conidies insérés au sommet d'un filament dressé. L'aspect est devenu celui d'un *Penicillium*. A mesure que le *Sterigmatocystis alba* s'adapte au liquide sucré et s'y modifie, il s'est « désadapté » par rapport au milieu initial : il s'y développe moins vite que primitivement, mais, en quelques générations, les conidies peuvent être réadaptées à la croissance sur le fromage.

---

(1) [On peut citer aussi la transmission héréditaire de l'augmentation du nombre des carpelles chez *Papaver somniferum polycephalum*, « acquise », suivant de Vries, sous l'influence des conditions extérieures, en particulier de la bonne nutrition pendant les sept premières semaines de la vie de la jeune plante. (H. de Vries, *Ernährung und Zuchtwahl*. Biol. Centralbl., 1900, p. 194.) Il va jusqu'à nier toute distinction entre les caractères acquis et non acquis.

(2) J. Ray, *Variations des Champignons inférieurs sous l'influence du milieu*. (Revue générale de botanique, t. IX, 1897, pp. 193 sqq.).

Pour des milieux autres que la glycose : lévulose, saccharose, amidon; carotte, pomme de terre, gélatine; solutions de sels minéraux, on arrive à des constatations pareilles. Il en est aussi de même pour d'autres espèces de *Sterigmatocystis*, d'*Aspergillus*, de *Penicillium* que Ray a étudiées d'une façon moins détaillée.

VI.

Une observation, mentionnée en passant par Eschenhagen dans son intéressant travail relatif à l'influence des solutions concentrées sur la croissance des moisissures, m'a paru prêter à des expériences précises et, en quelque sorte, numériques : c'est l'étude que le Dr Hunger, d'Amsterdam, a entreprise sur mon conseil et dont je vais indiquer les résultats.

Voici d'abord le passage d'Eschenhagen auquel je fais allusion (¹) : « Il est surprenant de constater que les conidies qui, sous les conditions ordinaires, ne germent plus dans certaines concentrations, peuvent dépasser ces limites lorsque la plante mère elle-même a été accoutumée à des solutions fortes. La raison doit sans doute en être cherchée dans une notable accumulation, à l'intérieur de ces conidies [comme dans les cellules végétatives], de substances osmotiques qui ont été capables de produire un excès suffisant de turgescence ».

⁂

Les expériences de Hunger ont porté sur l'un des Champignons considérés par Eschenhagen, l'*Aspergillus niger* (= *Sterig-*

(¹) F. Eschenhagen, *Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen*, Stolp, 1889, p. 46.

matocystis nigra), dont la culture est si bien connue grâce au travail classique de Raulin (1).

Les cultures ont été faites à l'étuve Roux, à une température constante de 35° C., dans des matras Pasteur qui ne recevaient toujours que 25 centimètres cubes de liquide. Le liquide de culture était celui de l'essai type de Raulin (2), auquel on ajoutait des quantités variables de chlorure de sodium : ce sel n'exerce aucun rôle nutritif et intervient essentiellement en augmentant le pouvoir osmotique de la solution.

Dans ce qui va suivre, les concentrations sont toujours comptées pour un *volume total* de 100 centimètres cubes, c'est-à-dire que l'expression : « solution Raulin + 10 °/o NaCl », signifie que l'on dissout 10 grammes de NaCl dans une quantité de liquide Raulin telle que le volume total (solution + sel) forme 100 centimètres cubes.

Il faut noter tout d'abord que l'*Aspergillus* (par suite, sans doute, du milieu alimentaire et de la température très favorables) a supporté, en général, des solutions sensiblement plus concentrées que les maxima indiqués par Eschenhagen (3). Ainsi la germination s'est encore faite dans la solution Raulin additionnée de l'une des substances suivantes :

26 °/o	$NaNO^3$
25 °/o	KNO^3
20 °/o	NaCl
19 °/o	$CaCl^2$
120 °/o	glycose.

Seulement, le début de la germination tarde d'autant plus à se produire que le liquide est plus concentré ; ce point et divers autres seront exposés ultérieurement en détail par Hunger. Il nous suffit de savoir ici que, pour comparer l'acclimatation plus ou moins parfaite des conidies d'*Aspergillus niger* à telle où telle solution, il faut donc tenir compte du temps au bout duquel la germination se fait.

---

(1) J. Raulin, *Études chimiques sur la végétation.* (Ann. des sciences nat., Bot., 5e sér., t. II, 1870.)

(2) Raulin, *op. cit.*, p. 115 du tiré à part.

(3) Il est vrai que les concentrations d'Eschenhagen (*op. cit.*, p. 7) sont en pourcent du poids, se rapportant par conséquent à 100 grammes de solution et non à 100 centimètres cubes. Mais, même en tenant compte de cette différence, ce qui est dit ci-dessus demeure exact.

Afin de ne pas prolonger les expériences outre mesure, on a toujours pris pour terme de comparaison l'état des cultures après 5 jours; de cette manière, les résultats se présentent avec une grande régularité. Lorsqu'on fixe ainsi un délai assez court, les limites maxima de concentration sont naturellement un peu moindres que les maxima absolus, les germinations dans les solutions les plus concentrées ne se faisant souvent qu'après 8, 10 jours et même davantage.

En second lieu, on ne doit pas oublier que, dans les solutions les plus concentrées où il germe encore, l'*Aspergillus* ne fructifie plus. Il y a un écart considérable entre la solution limite pour sa germination et celle pour sa sporification : si l'on veut obtenir de bonnes conidies, il ne faut pas dépasser la solution Raulin + 6 °/₀ NaCl.

⁂

Comme point de départ pour les expériences sur l'hérédité, on s'est servi de conidies d'*Aspergillus niger* de trois sortes, toutes, néanmoins, issues d'une même culture initiale :

Conidies A : provenant d'une culture sur solution type de Raulin ;

Conidies B : provenant d'une culture ayant vécu pendant une génération sur solution Raulin + 6 °/₀ NaCl ;

Conidies C : provenant d'une culture ayant vécu pendant deux générations successives sur solution Raulin + 6 °/₀ NaCl.

Expérience I. — *Cultures sur solution Raulin* + 18.4; *id.* + 18.8; *id.* + 19.2 ; *id.* + 19.6; *id.* + 20 °/₀ NaCl.

Conidies A : Après 5 jours, aucune germination, sur aucun de ces liquides.

Conidies B : Après 5 jours, germination rare et faible, visible au microscope, sur Raulin + 18.4 °/₀.

Conidies C : Après 5 jours, germination générale et nette, visible à l'œil nu, sur Raulin + 18.4 °/₀.

Dans toutes les autres concentrations, les conidies ne présentent aucun changement en 5 jours.

Expérience II. — *Cultures sur solution Raulin* + 6 °/₀ NaCl.

Germination : Les trois sortes de conidies germent, mais A plus faiblement que B, et celles-ci un peu plus faiblement que C, dont la germination est la plus vigoureuse.

Sporification :

A, en 5 jours;
B, en 4 jours;
C, en 3 3/4 jours.

Expérience III. — *Cultures sur solution Raulin, sans addition.*

Germination : Les trois sortes de conidies germent d'une manière assez semblable, cependant A plus vigoureusement que B et C.

Sporification :

A, en 4 jours:
B et C, en 5 jours (C produit le moins de conidies).

Nous appellerons respectivement A′, B′ et C′, les conidies ainsi produites par A, B et C. On remarquera que A′, B′, C′ proviennent de plantes mères ayant poussé dans les mêmes conditions et ne diffèrent que par le milieu où poussèrent leurs grand'mères.

Expérience IV. — *Cultures sur solution Raulin* + 18.4; *id.* + 18.8; *id.* + 19.2; *id.* + 19.6; *id.* + 20 °/₀ NaCl.

Conidies A′ : Après 5 jours, aucune germination.

Conidies B′ : Après 5 jours, germination très rare et faible, visible seulement au microscope, sur Raulin + 18.4 °/₀.

Conidies C′ : Après 5 jours, germination faible, mais visible à l'œil nu, sur Raulin + 18.4 °/₀.

Dans toutes les autres concentrations, les conidies ne présentent aucun changement en 5 jours.

⁂

On déduit de là que :

1° Les conidies d'*Aspergillus niger* sont adaptées à la concentration du milieu où a vécu l'individu qui les porte; cet effet est encore plus marqué après deux générations passées dans un milieu donné (Expér. I et II) ;

2° Il s'agit d'une véritable adaptation et non pas simplement d'un accroissement de vigueur chez les conidies provenant des liquides concentrés, car ces mêmes conidies germent moins rapidement et donnent des plantes moins vigoureuses que les conidies normales lorsqu'on les sème de nouveau sur le milieu type : en s'adaptant aux liquides concentrés, elles se sont *désadaptées* du liquide normal (Expér. III);

3° Une génération passée sur le liquide normal n'efface pas l'influence d'une ou de deux générations antérieures passées sur un liquide plus concentré (Expér. IV).

Tous ces résultats concordent : *ils montrent une légère, mais incontestable transmission héréditaire de l'adaptation au milieu.* Nous avons ainsi la preuve de l'hérédité d'un « caractère acquis », au sens indiqué plus haut, c'est-à-dire — pour rappeler les termes de Weismann — d'un caractère qui n'est pas préformé dans le germe, mais qui provient d'influences spéciales affectant le corps ou certaines de ses parties.

Il ne s'agit pas ici de variations quelconques, provoquées dans les cellules reproductrices qui se sentiraient en quelque sorte *dépaysées*, comme on en voit apparaître, à la longue, dans beaucoup de plantes cultivées. Non : c'est une modification bien définie et *imposée par le milieu.*

Et comme les conidies se forment dans l'air, hors du liquide de culture, ce ne peut être que par l'intermédiaire des cellules du mycélium qu'elles subissent l'influence osmotique de ce liquide (¹).

(¹) Au contraire, dans l'immunisation héréditaire des animaux supérieurs, il s'agit probablement d'une action du milieu sur les cellules reproductrices elles-mêmes : c'est la raison pour laquelle je laisse ce cas de côté.

On sait par d'autres expériences en quoi consiste le changement qui se produit dans les cellules mycéliennes, au contact du liquide concentré. Deux facteurs, notamment, interviennent : l'intraméabilité, c'est-à-dire la pénétration d'une certaine quantité des sels extérieurs jusque dans le suc cellulaire, et l'anatonose, c'est-à-dire la formation de substances osmotiques nouvelles par les cellules; tous deux conduisent à une augmentation du pouvoir osmotique. Mais on ne peut admettre, avec Eschenhagen, que les conidies reçoivent simplement un peu de ces substances, puisque la faculté de mieux supporter un milieu concentré persiste à travers toute une génération qui a vécu dans les conditions normales : il est impossible que le léger surcroît osmotique des conidies B et C, après s'être partagé entre les milliers de cellules de la génération suivante exposées au liquide normal, se manifeste encore comme tel dans les conidies B′ et C′. C'est donc bien une aptitude physiologique acquise, à savoir : la faculté de produire, en cas de besoin, une plus forte turgescence, — qui s'est transmise héréditairement.

VII.

Tout en concédant volontiers à Weismann qu'il n'y a pas d'exemple indiscutable d'hérédité des mutilations, et que rien, jusqu'ici, n'autorise à y croire, nous pensons avoir établi que certains autres caractères imposés au corps, directement ou indirectement, par les conditions extérieures, sont transmissibles. *Il n'est pas permis, dès lors, de nier toute transmission des caractères acquis.*

Il semble même que l'on puisse, dès à présent, entrevoir quelles modifications sont dans ce cas : *les modifications qui atteignent l'ensemble des cellules corporelles*, et non pas seulement quelques-unes de celles-ci. Car cet ensemble fait partie du *milieu ambiant* pour les cellules reproductrices, et les variations que leur impose le milieu sont héréditaires, d'après Weismann lui-même (¹).

(¹) Weismann, *Germ-plasm*, pp. 401, 406; Id., *Essays*, I, p. 103.

La transmission de certains changements des cellules corporelles aux cellules reproductrices n'a rien, en soi, que de très vraisemblable : le noyau n'agit-il pas, jusqu'à plusieurs millimètres de distance, par l'intermédiaire du cytoplasme (1), et ne savons-nous pas que des parties de l'organisme, même fort éloignées l'une de l'autre, peuvent s'influencer mutuellement?

Bruxelles, Institut botanique de l'Université.

---

(1) Expériences de Townsend, relatées par Pfeffer, *Ueber den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut.* (Ber. der math.-phys. Classe der k. sächs. Ges. der Wissensch. zu Leipzig, Sitzung vom 7. December 1896.)

POURQUOI DORMONS-NOUS ?

PAR

L. ERRERA (¹)

Pourquoi dormons-nous? Qu'est-ce que le sommeil? Quelle en est la cause et quel en est le mécanisme? Autant de questions embarrassantes, sur lesquelles on ne trouverait peut-être pas deux physiologistes du même avis. Les mieux informés, comme Exner (²) et Beaunis (³), proclamaient naguère encore que nous ne connaissons rien des causes du sommeil.

Depuis lors, plusieurs faits nouveaux ont été découverts. Je ne sais si je me trompe, mais j'imagine qu'en les réunissant, en les discutant, en les rapprochant d'autres données plus anciennes, on en déduit sans effort, sans parti pris et presque nécessairement, une explication de la fatigue et du sommeil qui me semble rendre compte des principaux phénomènes, mieux que toutes les théories antérieures. C'est ce que je voudrais essayer de vous montrer.

Lorsque notre Président m'a fait l'honneur de me demander une causerie pour l'une de nos séances et que j'ai songé à traiter devant vous ce problème du sommeil, j'ai eu peur d'abord que le sujet ne sortît par trop du cercle habituel de vos travaux. Mais une société d'anthropologie ne doit-elle pas s'occuper de l'Homme tout entier, à

(¹) Cette communication a été faite à la Société d'anthropologie de Bruxelles, le 26 juillet 1886. Elle a paru dans le *Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles*, t. V, 1886-1887. Elle a paru également dans la *Revue scientifique*, 23 juillet 1887.

(²) HERMANN, *Handb. d. Physiologie*, II, 2, 1879, p. 298.

(³) *Nouv. élém. de physiol. hum.*, 2ᵉ éd., 1881, II p. 1365.

tel point que le mot de Térence : *Humani nihil a me alienum puto* semble fait exprès pour lui servir de devise? Je ne voudrais pour rien au monde dire du mal de l'homme criminel, cet enfant chéri des anthropologistes, mais l'homme endormi mérite bien aussi de nous intéresser un peu. Il y a même cette différence que nous ne sommes peut-être pas tous destinés à devenir des assassins ou des voleurs, tandis que tous nous consacrons au sommeil un tiers environ de notre existence. D'ailleurs, si cet entretien vous ennuie et vous assoupit, gardez-vous de vous en cacher : ce sera, au contraire, la meilleure preuve que la Société d'anthropologie et le sommeil ne sont pas étrangers l'un à l'autre!.....

La plupart d'entre vous, Messieurs, sont médecins, et je ne suis, moi, qu'un simple botaniste; vous êtes donc beaucoup plus compétents que moi dans une question de physiologie animale et, en vous exposant mes idées, je désire surtout provoquer vos judicieuses critiques : ce n'est pas une conférence que je vous apporte, ce sont des conseils que je viens vous demander.

I.

La suspension périodique de l'activité des centres nerveux supérieurs est le caractère dominant du sommeil (1). On a souvent cherché à l'expliquer par l'état de la circulation cérébrale. Mais, par une singulière contradiction, quelques auteurs font intervenir une congestion du cerveau qui comprimerait les centres nerveux et interromprait ainsi leur fonctionnement, tandis que d'autres admettent une diminution de l'afflux sanguin, une anémie cérébrale, pendant le sommeil. Il faut dire que les recherches récentes semblent décidément favorables à cette dernière hypothèse, à l'appui de laquelle on peut citer encore la somnolence qui suit les grandes pertes de sang des blessés ou des opérés, et l'espèce de sommeil que Fleming (¹) a pu produire par la compression des carotides (²). Les variations de la circulation cérébrale présentent donc un certain rapport avec les alternatives de sommeil et de veille, mais comme ces variations demanderaient elles-mêmes à être expliquées, on voit qu'elles ne suffisent point à nous fournir une théorie du sommeil.

---

(1) [Goltz (*Chien sans cerveau*, analysé dans *Journal de médecine de Bruxelles*, 20 décembre 1889, p. 782) dit que son chien sans cerveau dort et s'éveille comme un chien normal. A l'heure des repas, il s'agite; aussitôt repu, il se calme et s'endort. Le simple attouchement de la peau suffit à le réveiller. Il ouvre alors les yeux et s'étire. (Il résulte de ces observations qu'il existe une sorte de *veille médullaire*, indépendante du cerveau. L. E.)]

Aussitôt que l'on eut reconnu l'importance capitale de l'oxygène pour entretenir l'activité des tissus, il était assez naturel de lui faire jouer un rôle dans l'explication du sommeil. On voulut rattacher le sommeil à une moindre absorption d'oxygène, à une *anoxie* du cerveau, si le néologisme est permis. C'est une idée que l'on peut faire remonter jusqu'à Alexandre de Humboldt, à la fin du siècle

---

(¹) *Rev. médic. franç. et étrangère*, 1885.

(²) [D'après De Boeck et Verhoogen (*Société des sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, séance du 6 octobre 1890), il y aurait dans le sommeil dilatation générale des vaisseaux et ischémie de l'écorce cérébrale; les deux phénomènes seraient rattachés l'un à l'autre.

Récemment, Altdorfer (*Semaine médicale*, 1889, nº 16, analysé dans *Journal de médecine de Bruxelles*, 5 juin 1889) dit avoir obtenu le sommeil, dans des cas d'insomnie, en enveloppant la région lombaire et le ventre avec des linges trempés dans l'eau tiède. Il « admet que le contact prolongé avec la peau d'une certaine quantité d'eau ayant la même température que le sang, détermine une dilatation des vaisseaux périphériques suivie d'anémie cérébrale et de sommeil consécutif. Outre cette action vaso-motrice il se produirait une influence sédative directe sur les extrémités des nerfs cutanés, laquelle gagnerait peu à peu par la voie nerveuse les centres encéphaliques et déterminerait ainsi le sommeil. »

Inversement, Mme du Châtelet, en préparant son mémoire de physique sur la nature du fer, qu'elle écrivit en huit nuits, combattit son effroyable fatigue en se trempant les mains dans de l'eau glacée (du Bois-Reymond, *Voltaire in seiner Beziehung zur Naturwissenschaft*, p. 16). (Ici l'eau froide agit très probablement en refoulant le sang des extrémités sur les centres et en activant ainsi la circulation cérébrale et le lavage des centres nerveux, L. E.)]

dernier, et qui a été, depuis, soutenue avec certaines variantes par Purkinje, Pflüger et d'autres. Le sang étant le véhicule de l'oxygène vers le cerveau, cette théorie rend compte du même coup de la somnolence qu'amène l'anémie cérébrale. Mais, encore une fois, on n'aperçoit point la cause de la périodicité du sommeil normal. Pourquoi la quantité d'oxygène reçue par le cerveau diminuerait-elle à certains moments, pour augmenter de nouveau quelques heures plus tard?

Le sommeil n'est pas le seul phénomène qui revienne d'une manière régulière et en quelque sorte rythmique dans la vie de l'organisme. Tout le monde sait que les mouvements de la respiration, les contractions du cœur, sont aussi dans ce cas. Leur étude ne pourrait-elle pas jeter quelque lumière sur le problème qui nous occupe?

On admet, en général, grâce surtout aux travaux de Rosenthal, que le rythme respiratoire est essentiellement (¹) réglé par la richesse du sang artériel en oxygène et en acide carbonique. Lorsque le sang est chargé d'oxygène, le centre nerveux qui préside à la respiration suspend un instant son activité; mais, peu à peu, les tissus enlèvent l'oxygène au sang, le remplacent par de l'acide carbonique, et le sang ainsi modifié excite le centre respiratoire. Un mouvement de respiration se produit donc; la provision d'oxygène est renouvelée, l'acide carbonique s'élimine, les choses se trouvent remises dans l'état initial, et le jeu recommence. C'est le dérangement même dans la composition du sang qui excite les mouvements nécessaires pour ramener l'équilibre primitif (²).

L'épuisement d'un muscle par le travail et le rétablissement de son excitabilité par le repos sont des phénomènes encore mieux comparables à la sensation de fatigue et aux effets réparateurs du sommeil. Or, les recherches de J. Ranke, qui datent d'il y a plus

---

(¹) Nous disons « essentiellement », parce qu'il est probable qu'un autre facteur intervienne encore. Nous en reparlerons plus loin.

(²) [Cette idée est bien confirmée par la récente et jolie expérience de L. Fredericq, *Sur l'échange carotidien entre deux animaux*. (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, sér. 3, t. XIII, p. 417, 1887)] de vingt ans, portent à admettre que l'épuisement du muscle résulte de l'accumulation de substances produites par sa contraction, en particulier de l'acide lactique (¹). Si on injecte ces substances « fatigantes », comme les appelle Ranke, dans un muscle frais, il devient incapable de fonctionner, il est épuisé; si on les enlève par un lavage artificiel ou si on laisse à la circulation sanguine le temps de les entraîner et de les remplacer par d'autres matériaux, la fatigue disparaît, le muscle acquiert de nouveau sa contractilité, il se réveille. Ranke supposait que les substances fatigantes agissent en accaparant l'oxygène au détriment du muscle (²). En tout cas, ce serait ici encore le dérangement dans l'état chimique de l'organe — son empoisonnement passager — qui l'oblige au repos, jusqu'à ce qu'il soit débarrassé des produits de son activité et remis en quelque sorte à neuf (³).

On devait se demander si une théorie toxique, analogue à celles de la respiration et de la fatigue musculaire, ne s'appliquerait pas au sommeil. Heynsius (⁴) et Durham (⁵) étaient déjà entrés dans cette voie; puis Obersteiner (⁶) et Binz (⁷) se prononcèrent dans le même sens. Ces derniers pensent que des *produits d'épuisement* — « Ermüdungsstoffe » — se forment sans cesse dans le cerveau par l'effet de l'activité, que leur accumulation amène le sommeil et qu'ils sont alors enlevés au cerveau par le sang qui le traverse. Mais quels

---

(¹) L'action fatigante attribuée souvent à la créatine est due, paraît-il, à des impuretés (phosphates acides) qui l'accompagnaient dans les premières expériences. (Hermann, *Handbuch*, I, 1, p. 123.)

(²) *Tetanus*, 1865, p. 455 (cit. in Hermann, *Handbuch*, I, 1, p. 123).

(³) [Mosso, *De la fatigue* (Congrès international de physiologie de Bâle, en 1889), analysé dans *Journal de médecine de Bruxelles*, 20 décembre 1889, p. 776, conclut : « Il faut admettre donc que le travail intellectuel enlève au sang certains produits, et donne lieu à la formation de certaines substances qui ont la propriété de diminuer l'excitabilité musculaire. »]

(⁴) *Nederl. Tijdschrift v. Geneeskunde*, 1859 (cité par Binz).

(⁵) *The physiology of sleep*. (Guy's Hospital Reports, VI, 1860; cité par Binz.)

(⁶) *Zur Theorie des Schlafes*. (Zeitschr. f. Psychiatrie, XXIX, 1872; cité par Exner).

(⁷) *Grundzüge der Arzneimittellehre*, 1874, p. 3, et *Zur Wirkungsweise schlafmachender Stoffe*. (Arch. f. experim. Pathol., VI, 1877, p. 315.)

sont ces produits? D'après ce qu'on savait de la réaction de la substance grise et des nerfs tétanisés, Obersteiner était d'avis qu'il s'agit essentiellement d'un acide; et telle était aussi l'opinion de Heynsius, de Durham et de Binz.

Preyer (¹) a étendu cette idée et il l'a ingénieusement combinée avec la théorie du sommeil par défaut d'oxygène. Il arrive ainsi à une conception tout à fait parallèle à celle que Ranke avait formulée pour les muscles. Suivant Preyer, le fonctionnement de tous les organes donne naissance à des produits d'épuisement, à des substances qu'il nomme *ponogènes* (c'est-à-dire engendrées par la fatigue, de πόνος, fatigue), qui s'accumulent pendant la veille et, étant très oxydables, finissent par détourner à leur profit l'oxygène destiné à entretenir l'activité des diverses glandes, des muscles, du cerveau, de telle façon que les actes psychiques et les mouvements volontaires s'assoupissent : l'organisme s'endort. Une fois les ponogènes détruits peu à peu par oxydation, de légères excitations suffisent pour que les cellules ganglionnaires reprennent leur activité vis-à-vis de l'oxygène, et l'on s'éveille.

Parmi les substances ponogènes, c'est à l'acide lactique que Preyer fait jouer le rôle principal, et il a essayé de démontrer expérimentalement que ce corps, introduit dans l'organisme, amène le sommeil (²). Ces expériences ont été répétées de différents côtés. Malheureusement, comme Preyer l'a reconnu lui-même, les résultats ne sont constants ni chez l'homme, ni chez les animaux. Aussi la théorie n'a-t-elle pas été généralement adoptée par les physiologistes.

II.

A l'époque où Obersteiner, Binz et Preyer exposaient leurs idées, on ne connaissait aucun produit de l'organisme animal, comparable aux alcaloïdes somnifères de certaines plantes. Des recherches

---

(¹) *Les causes du sommeil*, discours prononcé à Hambourg en 1876. (Revue scientifique, 9 juin 1877.)

(²) *Centralbl. f. d. med. Wissensch.*, 1875.

récentes ont montré que de pareils produits existent : la question du sommeil se présente, dès lors, sous un jour tout nouveau.

Étendant à l'animal vivant et sain les recherches que Selmi avait faites sur le cadavre, Armand Gautier (1) a réussi à extraire de la chair des mammifères (bœuf) une série de cinq bases organiques, plus ou moins voisines de la créatine, de la créatinine et de la xanthine. Il les désigne sous le nom de *leucomaïnes* (λεύκωμα, blanc d'œuf), pour rappeler qu'elles dérivent des albuminoïdes et pour les distinguer des bases cadavériques ou *ptomaïnes*. Déjà G. Pouchet et Bouchard avaient trouvé des alcaloïdes dans l'urine humaine. Gautier lui-même en avait indiqué dans la salive humaine normale et il conclut que « les animaux produisent normalement des alcaloïdes à la façon des végétaux (2) ».

Et quelles sont les propriétés physiologiques de ces leucomaïnes? L'extrait aqueux de la salive « est venimeux ou narcotique au moins pour les oiseaux » et, quant aux alcaloïdes du suc musculaire, Gautier (3) les dit « doués d'une action plus ou moins puissante sur les centres nerveux, produisant la somnolence, la fatigue, et quelquefois les vomissements et la purgation ». On voit qu'il s'agit bien ici de substances fatigantes et somnifères, telles, en un mot, que la théorie toxique du sommeil les exige. Chose curieuse : dans le mémoire de Gautier et dans la discussion subséquente à l'Académie de médecine, où l'importance des leucomaïnes pour la pathologie a été si nettement mise en relief, leur signification physiologique semble avoir été tout à fait négligée et leur relation probable avec le sommeil n'a pas, que je sache, été mentionnée. Cependant rien n'était plus naturel que de rapprocher le travail de Gautier de ceux que nous citions tout à l'heure : l'idée s'imposait, elle était dans l'air. Elle fut d'abord exprimée incidemment par de Parville dans une chronique scientifique du *Journal des Débats* (¹). Après avoir rendu compte des résultats que Gautier venait d'obtenir, il lui empruntait cette phrase : « C'est après le sommeil ou le repos complet que l'animal est plus particulièrement anaérobie et consomme plus d'oxygène qu'il n'en reçoit (²) » ; et il ajoutait dans une note : « Pendant le sommeil, l'oxygène absorbé ne correspond pas à l'acide carbonique exhalé. Nous serions tenté de croire que l'excédent brûle les matières toxiques, et le sommeil aurait pour cause principale l'accumulation dans le sang des leucomaïnes ou substances analogues ». Il est à remarquer que l'accumulation d'oxygène pendant le sommeil, sur laquelle de Parville s'appuie, n'existe probablement pas. Voici, en effet, comment Voit s'exprime à ce sujet (³) : « C'est par suite d'une erreur dans la disposition de l'expérience que Pettenkofer et moi nous avions conclu dans le temps que l'oxygène est emmagasiné en quantité notable pendant la nuit, et utilisé ensuite dans la journée ou pendant le travail. »

---

(1) *Les alcaloïdes dérivés des matières protéiques* (JOURN. DE L'ANAT. ET DE LA PHYSIOL. de Robin, 1881) et *Sur les alcaloïdes dérivés de la destruction bactérienne ou physiologique des tissus animaux : Ptomaïnes et leucomaïnes*, Paris, 1886 (Extr. du BULL. ACAD. MÉD. PARIS, 12 et 19 janvier 1886).

(2) *Ptomaïnes et leucomaïnes*, p. 41. — SCHIFF avait émis il y a longtemps cette hypothèse, que « l'organisme des mammifères produit continuellement une substance narcotique ou vénéneuse très énergique, qui se détruit dans le foie, auquel elle est conduite par la circulation veineuse, au fur et à mesure qu'elle se produit. Après la ligature de la veine porte, cette substance s'accumule dans le corps et tue rapidement l'animal. » (*Neue schweiz. Zeitschr. f. Heilkunde*, 1861; cité par V. JACQUES, *Localis. des alcaloïdes dans le foie,* thèse. Bruxelles, 1880, p. 15.)

(3) *Loc. cit.*, pp. 40 et 56.

Tout récemment Bouchard, dans ses recherches sur la toxicité des urines de l'homme sain, a comparé les urines sécrétées pendant la veille et pendant le sommeil et, en passant, il fait allusion à la théorie du sommeil. Sans préciser la nature des poisons dont il s'agit ici, il dit (⁴) : « Les urines de la veille et les urines du sommeil ne présentent pas seulement des différences d'intensité : elles diffèrent aussi comme qualité. Les urines du sommeil sont tou-

---

(¹) *Journal des Débats*, 25 février 1886.

(²) *Ptom. et leucom.*, p. 57, note.

(³) *Hermann's Handbuch*, VI, 1, 1881, p. 205, note.

(⁴) *Comptes rendus*, 29 mars 1886, p. 729.

jours franchement convulsivantes, les urines de la veille sont très peu ou ne sont pas convulsivantes, mais elles sont narcotiques. C'est à tel point qu'on se demande s'il n'y aurait pas lieu de reprendre avec Preyer la théorie toxique du sommeil. Ce qui est certain, c'est que, pendant la veille, le corps fabrique une substance qui, accumulée, produirait le sommeil; et que pendant le sommeil, il élabore, au lieu de cette substance narcotique, une substance convulsivante qui, accumulée, pourrait produire la secousse musculaire et provoquer le réveil. » Peut-être pourrait-on objecter que si le poison narcotique amène le sommeil en s'accumulant dans l'organisme, c'est dans les tissus et non dans les urines qu'on devrait le rencontrer pendant la veille. Toutefois, pour se prononcer sur ce point et sur plusieurs autres, il convient d'attendre la suite des travaux de Bouchard et notamment l'extraction et le dosage des substances toxiques. En tout cas, il paraît rationnel de fonder une théorie du sommeil sur les produits que l'on trouve dans les tissus mêmes de l'organisme, plutôt que sur ceux qu'il élimine par ses sécrétions.

Dès que, pour ma part, j'eus connaissance du remarquable travail de Gautier, je fus frappé de sa portée dans la question qui nous occupe. Il semble, en effet, que les alcaloïdes animaux fournissent l'explication la plus naturelle du sommeil et de la plupart des phénomènes connexes. En insistant avec quelque détail sur la théorie toxique ainsi renouvelée, je voudrais surtout engager les physiologistes à la soumettre à l'épreuve de l'expérience (¹).

III.

Suivant une remarque profonde sur laquelle Claude Bernard aimait à revenir, toute manifestation vitale est liée à la destruction d'une certaine quantité de matière organique. C'est là une consé-

---

(¹) Le Dr G. RENSON et moi, nous avions l'intention de faire ensemble des expériences dans cette direction; malheureusement la mort est venue me ravir cet ami excellent et regretté, et le projet n'a pas eu de suite jusqu'à présent.

quence du grand principe de la conservation de l'énergie. « Quand le mouvement se produit, qu'un muscle se contracte, quand la volonté et la sensibilité se manifestent, quand la pensée s'exerce, quand la glande sécrète, la substance du muscle, des nerfs, du cerveau, du tissu glandulaire se désorganise, se détruit et se consume (¹). » En un certain sens, la vie n'est ainsi qu'un long suicide, « un suicide partiel prolongé » pour employer une expression dont Peter se servait récemment (²).

Si c'est une vérité devenue presque banale que, pour travailler, l'être vivant doit brûler de la matière organique comme la machine à vapeur brûle du charbon, il est clair que, là comme ici, des déchets, des cendres, des ponogènes doivent incessamment se produire. Pas plus dans la machine vivante que dans l'autre, ces cendres ne peuvent s'accumuler sans inconvénient. Elles finiraient par encombrer matériellement les tissus, en prenant la place que de nouveaux éléments utilisables devraient occuper. Mais il y a plus, et les déchets cellulaires sont probablement nuisibles à un autre point de vue encore : ils n'encombrent pas seulement d'une manière passive, ils réagissent à leur tour activement sur les phénomènes vitaux.

L'organisme, en effet, emprunte ses forces à des réactions chimiques, à des décompositions, et c'est là précisément ce qui engendre les déchets. Or, nous savons par la chimie que beaucoup de réactions sont empêchées par l'accumulation des produits auxquels elles donnent naissance; Berthelot et Péan de St-Gilles (³), en étudiant l'action des acides sur les alcools, ont montré, il y a longtemps, comment l'éthérification se ralentit à mesure que l'éther composé s'accumule, et comment elle finit par s'arrêter; et les exemples de ce genre abondent. Pour citer un dédoublement très comparable à ceux qui ont lieu dans les cellules vivantes, je

---

(¹) Cl. Bernard, *Phénom. de la vie communs aux anim. et aux végét.*, 1878, I, p. 41. — Cf. Spencer, *Princ. of Biology*, I, p. 58 et passim.

(²) *Bull. Acad. méd. Paris*, 1886, p. 177.

(³) *Ann. chim. et phys.*, 1862.

rappellerai un Mémoire récent de Müller-Thurgovie (¹) : il établit que, dans l'inversion du sucre de canne par l'invertine, le sucre interverti déjà formé exerce une influence retardatrice.

On conçoit donc sans peine que la machine animale ne peut continuer à marcher si elle ne se débarrasse de ses cendres et si elle ne se procure de nouveaux combustibles : l'*élimination des ponogènes* et la *réparation organique* nous apparaissent comme les corollaires indispensables du travail. Il se pourra, surtout lorsque l'activité est intense, que ces deux fonctions s'accomplissent moins vite que les phénomènes inverses, et l'organisme, envahi au bout d'un certain temps par ses propres déchets, sera dans l'impossibilité de continuer à travailler jusqu'à ce qu'il se soit purifié par le repos. De là déjà une cause d'alternatives plus ou moins régulières, et l'on entrevoit que des phases d'activité et de repos devront se succéder tour à tour. Ce n'est d'ailleurs qu'une manifestation de ce caractère qui se retrouve dans tout mouvement : le rythme (²).

Mais si des considérations générales nous permettent de comprendre la nécessité du repos, elles sont insuffisantes pour nous expliquer le mécanisme du sommeil. Ce phénomène signifie quelque chose de plus que l'impossibilité de travailler : il est avant tout d'ordre nerveux. Tout déchet cellulaire, tout corps ponogène n'est pas forcément somnifère. Il faut pour cela :

1° Que ce corps agisse d'une manière spéciale sur les cellules nerveuses supérieures ;

2° Qu'il suspende temporairement leur activité.

Connaissons-nous des substances possédant ces propriétés? Sans doute : l'éther, le chloroforme, l'hydrate de chloral et, d'une manière éminente, les alcaloïdes narcotiques : morphine, narcéine, etc.

Et si maintenant nous passons en revue les produits fabriqués par l'organisme, il n'en est certes point qui satisfassent mieux que les leucomaïnes aux conditions que nous venons d'indiquer théoriquement.

(¹) H. Müller-Thurgau, *Landw. Jahrb.*, XIV, 1885, p. 811.

(²) Spencer, *First Principles*, chap. X.

L'étude des leucomaïnes est à peine commencée, mais il est permis de signaler dès à présent une analogie qui semble intéressante. Suivant Gautier (¹), la plupart des leucomaïnes, de même que les ptomaïnes, sont fort oxydables ; et justement la morphine se fait remarquer aussi par sa grande oxydabilité. Bettink et van Dissel (²) assurent même que, sur quarante-deux alcaloïdes végétaux essayés par eux, seule la morphine partage avec les ptomaïnes la faculté de former du bleu de Prusse, par la réduction du perchlorure de fer et du ferricyanure, et cela malgré la présence d'un oxydant aussi énergique que l'anhydride chromique (³).

On peut se demander de quelle manière les leucomaïnes agissent sur les cellules nerveuses. Est-ce directement, ou indirectement en captant l'oxygène comme Preyer le supposait pour ses ponogènes? Il serait prématuré de vouloir trancher la question, mais, dans l'état actuel, la première hypothèse paraît de beaucoup la plus probable. Si nous prenons comme termes de comparaison les alcaloïdes végétaux, personne ne supposera, je pense, que la morphine amène le sommeil par soustraction d'oxygène; car 1 centigramme d'un sel de morphine (quantité déjà suffisante pour endormir) ne réclame pour son oxydation complète que 2 centigrammes d'oxygène environ, soit moins du quatre-vingtième de ce que nous inspirons en une minute. Nous ne savons encore quelle dose de chaque leucomaïne est nécessaire pour provoquer la fatigue et la somnolence dont parle Gautier, mais la dose est certainement petite. Dès que l'on songe d'ailleurs combien les leucomaïnes sont peu abondantes dans l'organisme normal (⁴), il devient difficile, sinon

---

(¹) *Ptom. et leucom.*, pp. 17, 59.

(²) *Rec. trav. chim. Pays-Bas*, III, p. 158. (Analysé dans : *Ber. d. deutsch. chem. Ges.*, 1884, n° 13, p. 379.)

(³) Brieger (*Microbes, ptomaïnes et maladies*, trad. fr., 1887, p. 105) a contesté que les ptomaïnes pures donnent cette réaction.

(⁴) D'après une communication que M. le professeur A. Gautier a bien voulu me faire, « la chair musculaire contient des quantités très variables de leucomaïnes, même à l'état normal : de 1 à $^1/_2$ millième et au-dessous ».

impossible, d'attribuer le sommeil à la privation d'oxygène qui peut résulter de leur oxydation. Un autre fait parle aussi contre la théorie du sommeil par *anoxie*, c'est que plusieurs oxydants (halogènes, ozone, eau oxygénée...) sont narcotiques (1).

Il y a, au contraire, de bonnes raisons à invoquer en faveur d'une action directe des leucomaïnes sur le cerveau. Rossbach (2) a vu que plusieurs alcaloïdes végétaux (morphine, quinine, atropine, vératrine, strychnine) modifient les matières albuminoïdes, telles que le blanc d'œuf, le sérum du sang, le suc musculaire, et cela en augmentant leur coagulabilité. Le précipité albuminoïde ainsi obtenu conserve toujours une certaine quantité d'alcaloïde, même après lavage prolongé. Ce précipité n'exerce pas d'action coagulante sur le blanc d'œuf dissous, et Rossbach en conclut que l'alcaloïde doit être combiné chimiquement à la matière albuminoïde précipitée (3). Binz (4) assure que les soporifiques, comme la morphine, le chloral, le chloroforme et l'éther (5), mis en contact avec de la substance grise fraîche, la rendent trouble (6). C'est l'indice d'une espèce de coagulation que n'occasionneraient pas d'autres corps non soporifiques : atropine, caféine, chloroxaléthyline, camphre, acide pyrogallique (1). Claude Bernard était aussi d'avis (2), au moins pour l'éther, que l'anesthésie provient d'une sorte de coagulation. Remarquons que la fatigue musculaire ne saurait pas non plus être attribuée, à l'exemple de Rank, à un accaparement d'oxygène par les produits de la contraction, mais bien plutôt à une influence directe des acides formés, car le phosphate acide de soude, qui est inoxydable, « fatigue » le muscle absolument comme l'acide lactique (3).

---

(1) Binz, *Arch. f. exp. Pathol.*, VIII et XIII; Bodländer, *Centralbl. f. klin. Med.*, 1884, p. 249. (Analysé in *Ber. d. deutsch. chem. Ges.*, 1885, nº 9, pp. 340-341.)

(2) *Würzb. Verhandl.*, N. F., III, p. 346. (Cité dans Husemann-Hilger, *Pflanzenstoffe*, I, p. 79; *Jahresb. de* Hofmann *et* Schwalbe pour 1872, p. 459.)

(3) [La pulpe cérébrale ou médullaire a une action antitoxique sur la strychnine et la morphine (Widal et Nobécourt, dans *Journal médical de Bruxelles*, 3 mars 1898, p. 108) et sur la toxine tétanique (Wassermann, *ibidem*).]

(4) *Archiv f. exper. Pathol.*, VI, 1877, p. 313. — Ce fait a été contesté par Ranke (Husemann-Hilger, p. 702), mais les observations de Binz me paraissent faites avec les précautions voulues pour exclure toute illusion. [Elles ont été du reste confirmées par Kochs (*Centralblatt für klinische Medicin*, 1886, nº 5).]

(5) [Il en est de même de la strychnine et de la quinine. (Kochs, *loc. cit.*)]

(6) [Ce sont surtout les noyaux qui deviennent troubles. (Binz, *Arch. f. exp. Pathol.*, XIII, 1880.)]

Les leucomaïnes pourraient encore agir indirectement d'une autre manière : en modifiant la circulation cérébrale. C'est une hypothèse qu'on a déjà émise pour expliquer l'action des narcotiques, et de cette façon on fait la part à la théorie vaso-motrice du sommeil. Mais pareille opinion semble contredite par les observations directes de Binz (4). Sur un chien et des lapins trépanés, il a vu que l'anémie de la surface cérébrale ne survient que tardivement, dans la narcose complète : « l'anémie est donc ici une suite de la narcose, et non le sommeil une suite de l'anémie ». L'auteur ajoute, après avoir rappelé le cas du canal digestif qui est pâle et exsangue à l'état de jeûne et hyperémié pendant la digestion : « l'anémie cérébrale dans la narcose prolongée est en harmonie avec cette règle générale, que l'afflux sanguin diminue vers les organes quand ils sont au repos ».

L'influence des ponogènes sur le cerveau doit donc se résumer probablement en ces termes : ni anoxie, ni anémie, mais intoxication directe.

Dans tout ce qui précède, je me suis borné à dire que les narcotiques *agissent* d'une manière spéciale sur les cellules nerveuses — ce qui est incontestable — sans examiner s'ils *s'accumulent* d'une façon prépondérante dans ces éléments. Je n'ignore point, en effet, que Herbert Spencer a essayé d'établir, par des arguments ingénieux (¹), qu'il n'est pas nécessaire d'attribuer aux narcotiques et aux anesthésiques une affinité élective pour la substance nerveuse, qu'ils imprègnent peut-être tous les tissus indistinctement, mais que, seul, le système nerveux, par sa sensibilité et sa distribution, serait en état de traduire leur présence. Au point de vue qui nous occupe, cette question est d'une importance secondaire, puisque le résultat physiologique reste le même dans les deux cas. Il faut noter cependant que l'opinion de Spencer ne se concilie guère avec l'ensemble de nos connaissances en chimie physiologique et en microchimie, car nous voyons partout les différences de fonction s'accompagner de différences dans les propriétés chimiques. Dernièrement encore, Ehrlich a montré (²) que le bleu de méthylène se porte d'une manière très inégale sur les diverses régions du système nerveux, selon qu'elles sont plus ou moins saturées d'oxygène et plus ou moins alcalines. Il est permis de croire, par analogie, que les effets si variés des alcaloïdes se rattachent à des localisations électives (³). D'ailleurs, chez les végétaux qui les produisent, les alcaloïdes, loin d'être répandus uniformément dans tous les tissus, sont confinés aussi à certains éléments histologiques bien déterminés (⁴).

---

(1) [La cocaïne, la pilocarpine, le chlorure de sodium ne réagissent pas non plus. (Kochs, *loc. cit.*)]

(2) *Phénom. de la vie, etc.*, I, p. 265.

(3) Hermann, *Handbuch*. I, 1, p. 123.

(4) *Archiv f. exper. Pathol.*, VI, 1877, pp. 314-317.

(¹) *Principles of Psychology*, vol. I. Appendix

(²) *Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz.* (BIOL. CENTRALBL., 1^er^ juin 1886.)

(³) [LOVETT a montré (par une méthode qui n'est pas à l'abri de toute critique) que la strychnine, qui agit surtout sur les cellules de la moelle épinière, s'y localise aussi d'une manière prépondérante. (*Revue scientifique*, 27 octobre 1888, p. 557.)

« En analysant l'action élective des narcotiques et des anesthésiques, on voit que ces drogues suspendent les fonctions chimiques des cellules nerveuses. Chez un chien complètement insensibilisé par un anesthésique, on n'obtient plus d'augmentation de température, même en stimulant l'enveloppe cérébrale par un courant électrique. » (MOSSO, *La température du cerveau*, dans *Revue générale des Sciences*, 30 avril 1892, p. 266.)]

(⁴) ERRERA, MAISTRIAU et CLAUTRIAU, *Prem. rech. sur la local. et la signif. des alcaloïdes dans les plantes.* Bruxelles, 1887. (Extrait du JOURN. DE MÉDEC., CHIRURG. ET PHARMACOLOGIE.)

IV.

Une théorie du sommeil doit rendre compte de l'enchaînement normal de ces trois choses : le travail, la fatigue et le sommeil. Il est aisé de voir que la théorie toxique satisfait à cette condition (1).

Tout travail, qu'il soit musculaire ou cérébral, engendre des déchets. Ces déchets, en s'accumulant, rendent la continuation du travail de plus en plus pénible : c'est la fatigue. Puis, à la longue, les déchets, et parmi eux notamment les leucomaïnes, finissent par intoxiquer les centres nerveux supérieurs (comme le ferait la morphine), au point de les réduire à l'inaction : c'est le sommeil. Voilà les phénomènes réduits à leur plus simple expression. Mais une foule de circonstances accessoires viennent compliquer ce tableau ; il est utile de signaler les principales.

D'abord, l'être vivant lutte sans cesse contre cet empoisonnement qui le menace. Il cherche à se débarrasser de ses déchets : la circulation les entraîne, la respiration et les sécrétions les expulsent, le foie, semble-t-il, en arrête ou en détruit une partie (2). Et plus le travail est intense, plus toutes ces fonctions deviennent actives : le torrent sanguin se précipite, lavant et nettoyant les organes ; la respiration, accélérée, élimine plus d'acide carbonique ; souvent l'émission d'urine augmente (3) ; la sueur apparaît, rafraîchissant l'organisme et lui enlevant en outre une petite quantité de produits de rebut, tels que l'urée et la créatinine. Ces épurations multiples nous permettent de nous maintenir pendant un certain temps en activité, mais non pas indéfiniment. Pourquoi cela ?

---

(1) [Weismann (*Biol. Centralblatt*, 1er janvier 1885, p. 662) dit au sujet des Infusoires : « Eine Periodizität in den Äusserungen der Lebensenergie zeigt sich ja auch sonst bei Protozoën ebenso deutlich als im Schlaf und Wachen mancher Metazoën. Erst neulich hat Fikeli (*Zool. Anz.*, 1884, no 174 und 176) darauf aufmerksam gemacht, dass während der Konjugation gewisser Infusorien und Rhizopoden ein « Stadium gesunkener Lebensenergie » auftritt, ein Zustand in dem die Thiere in hochgradige Unempfindlichkeit versinken. »]

(2) Expériences de Lussana, d'Heger, de Schiff et de V. Jacques.

(3) Voit, in *Hermann's Handbuch*, VI, 1, 1881, pp. 189, 198.

Si, par un travail excessif, certains de nos organes ont détruit tous leurs matériaux utilisables et sont encombrés de ponogènes, il est clair que ces organes sont, jusqu'à nouvel ordre, incapables de travailler encore. Mais nous n'arrivons point dans les conditions ordinaires à ce degré extrême d'épuisement, et il est même douteux que nous y arrivions jamais. C'est que la sensation de fatigue est déjà devenue invincible avant que la fatigue physique, réelle, ait atteint ses dernières limites.

Les ponogènes n'agissent pas seulement sur les organes où ils ont pris naissance, mais encore sur les extrémités nerveuses qui aboutissent à ces organes et sur les centres eux-mêmes. A cette triple influence des ponogènes répondent trois significations différentes du mot *fatigue*. En effet, il y a lieu de distinguer entre la fatigue vraie des fibres musculaires du bras, par exemple, qui se mesure par la diminution de leur excitabilité ; la fatigue subjective locale que nous ressentons dans ce bras, et la sensation générale de fatigue ou de lassitude qui se traduit par le désir de dormir. Après avoir soulevé longtemps un poids, on peut éprouver une fatigue intense dans le bras, mais nul besoin de sommeil ; tandis que l'on peut tomber, comme on dit, de sommeil, sans ressentir aucune fatigue locale considérable. De ces deux sensations, l'une est périphérique, l'autre est centrale. C'est celle-ci qui nous intéresse le plus et c'est sa genèse qu'il nous faut étudier de plus près.

L'activité cérébrale, telle qu'elle se manifeste pendant l'état de veille, est liée à des réactions chimiques, à des décharges qui se produisent dans cette matière éminemment explosible : le protoplasme des cellules nerveuses de l'écorce grise. Or, parmi les ponogènes sans cesse engendrés dans les divers organes qui travaillent, nous savons qu'il y a des composés narcotiques, comparables aux alcaloïdes. Selon toute vraisemblance, ces corps ont précisément une affinité particulière pour la cellule nerveuse corticale ; en tout cas, ils agissent sur elle, ils la modifient, ils s'y fixent plus ou moins fortement. Leur élimination par les émonctoires dont nous parlions tantôt ne sera donc jamais que partielle : en même temps qu'une portion s'en ira avec les sécrétions, qu'une autre pourra être détruite par oxydation, une troisième sera retenue dans le cerveau. On conçoit que les centres nerveux, ainsi modifiés, accomplissent de moins en moins facilement leur fonction explosive, et il faudra des excitations de plus en plus énergiques pour maintenir l'état de veille : à partir d'un certain degré, nos mouvements deviennent lents, nos sensations s'émoussent, notre pensée s'engourdit, en un mot, nous nous sentons fatigués. Il vient enfin un moment où les excitations ordinaires ne suffisent plus à provoquer l'explosion du protoplasme cérébral, son activité est provisoirement suspendue : nous dormons.

Dans notre théorie, il est visible que les ponogènes n'agissent que sur celles des cellules nerveuses dans lesquelles ils pénètrent. Cette action localisée nous explique ce qu'on peut appeler les *sommeils partiels*. « Le sommeil le plus profond, dit avec raison Exner (¹), se relie par transitions insensibles à la veille parfaite. Si l'on s'observe pendant qu'on s'endort, on remarque que le cercle de notions dans lequel on se meut se rétrécit de plus en plus...... On peut dire que certains groupes d'idées veillent encore, alors que d'autres dorment déjà. »

Les cellules de l'organisme s'endorment une à une, comme elles meurent une à une, en suivant un ordre hiérarchique. Celles qui président aux fonctions les plus hautes sont aussi les plus délicates, les plus vite dérangées. Tout en admettant une grande latitude pour l'intervention des causes accessoires, on prévoit donc que les centres les plus élevés s'assoupissent en général les premiers, puis le sommeil gagne graduellement des centres inférieurs.

Ces remarques rendent compte, dans une certaine mesure, des phénomènes du somnambulisme; car Jean Müller a déjà montré qu'il s'agit là d'un sommeil partiel (²) (³).

(¹) *Hermann's Handbuch*, II, 2, p. 292.

(²) Exner, *ibid.*

(³) [Pour Fechner, il existe, dans l'attention ordinaire de l'esprit, un sommeil partiel de certaines parties du cerveau, alors que d'autres sont éveillées. (Mosso. *La fatigue*, trad. franç., 1894, p. 103.)]

D'un autre côté, certains centres supérieurs, endormis au début, pourront se réveiller dans la suite, isolément ou par groupes. Peut-être parviendra-t-on à comprendre ainsi la variété et le décousu des rêves et ces cauchemars pénibles « dans lesquels nous nous efforçons d'exécuter un mouvement et nous nous sentons comme enchaînés (¹) ». Ici, les centres moteurs dormiraient, tandis que certains centres intellectuels seraient éveillés; dans le somnambulisme, au contraire, il y aurait des centres moteurs éveillés et des centres intellectuels assoupis (²).

A l'inverse de Preyer, nous sommes porté à envisager l'action somnifère des ponogènes comme directe, et non comme le résultat indirect d'une soustraction d'oxygène. Nous avons dit nos raisons dans le précédent paragraphe. Cependant l'oxydabilité des leucomaïnes entre, elle aussi, en ligne de compte; mais au lieu d'être la cause du sommeil, elle en explique, selon nous, la cessation.

Si l'accumulation d'une certaine dose de leucomaïnes dans les cellules ganglionnaires amène la fatigue, puis le sommeil, — le réveil normal et la *défatigation* (³) qui l'accompagne doivent être dus à la disparition de ces leucomaïnes. Ont-elles été simplement enlevées par la circulation ou se sont-elles détruites? Les deux facteurs peuvent intervenir; mais, comme il est probable que les leucomaïnes sont chimiquement retenues dans les centres cérébraux, à la façon des alcaloïdes dans l'expérience de Rossbach, le lavage sanguin seul ne les entraînerait que difficilement; et puisque, d'ailleurs, nous les savons oxydables, il est naturel de penser que l'oxygène (dont le pouvoir oxydateur s'exalte encore dans l'organisme vivant) les attaque et les brûle peu à peu. Cette oxydation s'accomplit sans doute avec lenteur. Ne se fait-elle que pendant le sommeil? Pour ma part, je ne vois aucun motif de le supposer. L'accumulation des leucomaïnes dans l'état de veille ne prouve

---

(¹) Exner, *ibid.*

(²) [D'après Yves Delage (*Revue scientifique,* 11 juillet 1891), le rêve c'est la revanche des idées éconduites. Cette notion se concilie bien avec ma théorie.]

(³) Littré admet le verbe *défatiguer*. Il semble donc permis d'employer aussi *défatigation*.

point que leur destruction soit suspendue, elle signifie seulement que la production prédomine alors sur l'oxydation et l'élimination réunies, ce qui n'a rien que de très plausible. Ne voyons-nous pas, dans une feuille, la formation, la consommation et l'émigration d'amidon avoir lieu en même temps? Le jour, sous l'influence de la lumière, la formation l'emporte sur les deux autres phénomènes et l'amidon s'accumule; la nuit, la consommation et l'émigration subsistent seules, et l'amidon disparaît. Sachs a montré qu'il se produit par heure de soleil environ deux fois plus d'amidon qu'il ne s'en dissout par heure de nuit. Un calcul analogue peut être appliqué aux leucomaïnes. A l'état de veille, l'activité des organes en engendre sans cesse de nouvelles quantités; durant le sommeil, la production est, sinon nulle, du moins extraordinairement réduite, car les muscles sont au repos, la fréquence du pouls devient moindre, plusieurs sécrétions diminuent, la respiration se ralentit, le cerveau chôme. Or, l'adulte normal prenant à peu près huit heures de sommeil pour seize heures de veille, on en conclurait que les ponogènes se forment ici, en moyenne, pendant la veille, une fois et demie plus vite qu'ils ne s'oxydent et s'éliminent. Inutile d'ajouter qu'on néglige ainsi une foule de facteurs et que ce chiffre ne représente qu'une grossière approximation.

Comme il n'y a aucune raison d'admettre que les produits d'oxydation des leucomaïnes aient encore, comme elles, une affinité spéciale pour le protoplasme de la substance grise, on s'explique qu'ils soient bientôt balayés par le torrent circulatoire. La cellule nerveuse se trouve donc nettoyée; elle redevient accessible aux impressions du dehors et une légère excitation suffit à provoquer son réveil. Mais ce n'est pas tout.

Le sommeil ne consiste pas uniquement dans une élimination de matières ponogènes. Ce n'est là qu'une face des choses, et nous avons déjà dit qu'il faut envisager aussi la réparation organique : à côté du nettoyage, il y a la remise à neuf. Une fois que les leucomaïnes ont envahi et paralysé les cellules corticales, tout l'organisme est soustrait à la tyrannie du cerveau et chaque tissu peut se refaire tranquillement par une nutrition intime. Nous comprenons ainsi qu'on s'éveille le matin, non seulement débarrassé de sa fatigue, mais encore armé de forces pour une activité nouvelle, et que le sommeil, même artificiel, puisse être bienfaisant. « Qui dort dîne. »

En somme, la quantité de leucomaïnes contenue dans l'organisme est soumise sans doute à de continuelles variations : elle augmente ou s'amoindrit, suivant que les phénomènes producteurs ou les phénomènes éliminateurs de déchets sont prépondérants. On voit donc qu'un accroissement de travail pourra amener une diminution de fatigue, si ce travail exagère en même temps et dans une plus forte proportion l'oxydation et l'expulsion des déchets. Peut-être avons-nous là une des causes pour lesquelles l'exercice au grand air est si hygiénique (1).

D'autres fois, la diminution de fatigue n'est qu'apparente. A mesure qu'une grande lassitude nous envahit, les cellules qui interviennent dans la perception consciente finissent par être épuisées à leur tour, la conscience devient de plus en plus obscure et la fatigue, en tant que sensation éprouvée par le sujet, peut diminuer ainsi par suite de l'excès même du travail. Il pourra se faire, pour un motif inverse, qu'un commencement de repos, loin de nous reposer, augmente la fatigue subjective. Mais ce genre de phénomènes reconnaît encore une autre explication dont nous allons dire quelques mots.

V.

Il n'est guère permis de douter aujourd'hui que certaines décompositions chimiques des molécules du protoplasme nerveux ne soient la condition de l'activité cérébrale ; et, d'après tout ce qui précède, nous sommes conduit à attribuer aussi le sommeil à une réaction chimique entre ce protoplasme et les leucomaïnes. Or, en vertu des principes de la mécanique, il est en général plus difficile d'imprimer à un corps une forme déterminée de vibrations lorsqu'il vibre déjà d'une autre manière. Sans quitter le domaine de la chimie physiologique, Nägeli (1) a montré que l'existence d'une fermentation empêche plus ou moins complètement une fermentation différente de s'établir en même temps dans le même milieu. Si nous appliquons pareille notion aux cellules ganglionnaires, une foule de faits qui nous sont familiers s'éclairent tout à coup. Dans la vie normale, nous ne ressentons aucune fatigue pendant la plus grande partie du jour, parce que le protoplasme cérébral se défend contre les ponogènes par son activité même, et c'est seulement vers le soir, quand l'armée des ponogènes est devenue plus redoutable, que les centres nerveux commencent à faiblir. On peut, jusqu'à un certain point, lutter contre la fatigue ou se laisser aller au repos; les excitations vives ou variées retardent le sommeil, tandis que la tranquillité, la monotonie, l'inaction, l'ennui, le silence, lui sont propices. Aussitôt que les cellules nerveuses cèdent devant l'ennemi et ralentissent leur activité, les leucomaïnes s'y portent de plus en plus facilement; la fatigue, puis le sommeil surviennent. La fatigue nous apparaît ainsi comme le conflit entre l'activité du protoplasme et l'invasion de ses déchets; et le sommeil est la victoire temporaire des déchets sur le protoplasme.

---

(1) D'après Bouchard (*Comptes rendus*, 17 mai 1886), la toxicité des urines diminue par le travail musculaire au grand air, ainsi que par l'air comprimé.

Ces remarques nous donnent la clef d'un phénomène que l'on pourrait être tenté, à première vue, d'opposer à notre théorie : quoique la formation de substances narcotiques se poursuive toute la journée, le passage de la veille au sommeil est d'ordinaire assez rapide. Notre journée de travail a peu de crépuscule.

Ceci nous mène aussi à une question délicate et encore assez peu étudiée : la profondeur du sommeil. Essayons de l'aborder. Dans notre théorie, la profondeur du sommeil devra être proportionnelle, à chaque instant, au nombre de molécules des centres corticaux qui se trouvent en combinaison avec des leucomaïnes. Au début du sommeil, tout facilite l'arrivée des leucomaïnes : elles sont relativement abondantes dans l'organisme et les cellules cérébrales,

---

1) *Theorie der Gährung*, 18,9.

inactives, leur laissent l'entrée libre. Aussi le sommeil devient-il vite de plus en plus profond. Bientôt le maximum de sommeil se trouve atteint et tout le stock de leucomaïnes est combiné. Mais pendant ce temps la destruction et l'élimination des leucomaïnes ont continué à se faire, d'autant plus que la substance grise paraît être un milieu favorable à l'oxydation. Une fraction des leucomaïnes sera donc sans cesse détruite dans le cerveau, et la profondeur du sommeil ne tardera pas à diminuer, — et cela avec une vitesse décroissante, puisque l'oxydation porte sur des quantités de leucomaïnes de plus en plus petites.

L'expérience concorde d'une manière très satisfaisante avec ces déductions. Kohlschütter (1) a déterminé de demi-heure en demi-heure la profondeur du sommeil chez un même individu, d'après l'intensité du son nécessaire pour provoquer le réveil. Malgré les causes d'erreur d'un semblable procédé, les résultats suivants peuvent, d'après Exner (2), être regardés comme établis. L'intensité du sommeil augmente promptement pendant la première heure, puis décroît, d'abord d'une façon assez rapide et ensuite de plus en plus lentement, jusqu'au réveil. Kohlschütter a donné une courbe qui indique ces variations. Chose intéressante, et que nous pouvions prévoir, la forme de cette courbe reste la même, quelle que soit la profondeur absolue du sommeil, et elle s'applique aussi bien au sommeil produit par une légère intoxication alcoolique qu'au sommeil normal.

En faisant une hypothèse convenable sur la proportion de leucomaïnes qui s'oxyde à chaque instant, notre théorie fournirait une courbe du même genre (3).

Une observation de Breuer (4) qu'il est aisé de répéter sur soimême mérite enfin d'être mentionnée : nous nous endormons souvent en passant par des oscillations de conscience et d'inconscience plus ou moins marquées. Le fait semble assez explicable. Au moment précis où nous perdons la conscience de ce qui nous entoure, le moindre ralentissement dans l'afflux des leucomaïnes vers le cerveau pourra permettre au protoplasme de se débarrasser d'une quantité suffisante du narcotique pour que la conscience réapparaisse ; mais l'afflux continue, la conscience s'évanouit de nouveau, et ainsi de suite, jusqu'à ce que le régime du sommeil soit définitivement établi.

---

(1) *Messungen der Festigkeit des Schlafes*. Dissert. Leipzig, 1862.

(2) *Loc. cit.*, p. 296.

(3) Certaines réactions de la chimie organique présentent aussi une marche analogue, par exemple, la substitution du brome dans les acides gras, étudiée par Hell et Urech (*Ber. d. chem. Ges.*, 1880, p. 531).

(4) Citée par Exner, *loc. cit.*, p. 294, note.

Je ne veux pas abuser de votre patience et je me contenterai de vous indiquer brièvement quelques faits dont la théorie toxique pourra nous fournir encore l'interprétation.

Toute suractivité de l'organisme doit donner naissance à de la fatigue et rendre plus vif le besoin de sommeil. N'est-ce pas le cas pendant la croissance de l'enfant et la grossesse de la femme? Est-ce peut-être aussi à cette cause qu'il faut en partie rattacher la sieste, cet accompagnement obligé de la suractivité digestive chez certaines personnes (¹)?

Les émotions vives doivent produire des déchets organiques, tout comme l'exercice musculaire ou l'effort intellectuel. Une grande douleur, une grande joie peuvent épuiser l'organisme autant et plus qu'un travail pénible. *Labor* signifie à la fois labeur et chagrin. On serait presque tenté de se demander si les larmes n'en-

---

(¹) Il y a sur la côte d'Afrique une maladie très grave, la *maladie du sommeil*. Voici les renseignements que notre collègue M. Du Fief veut bien, à ma demande, me communiquer à ce sujet : « Je me suis informé de la *maladie du sommeil* auprès d'un voyageur qui a séjourné sur les bords du Setté-Cama, à Massabé, etc. (côte occidentale de l'Afrique). Ce voyageur a vu *un* cas et sait que la maladie existe. Le malade dort littéralement debout, tout en vaquant plus ou moins à ses affaires ; il est très sensible et pleure souvent ; il décline lentement jusqu'à la mort, qui arrive après quelques semaines et quelquefois plus longtemps. » — Il serait fort intéressant d'étudier cette maladie au point de vue de notre théorie.

traînent pas, en faible quantité, des composés nuisibles et fatigants que la peur, la douleur, l'émotion ont engendrés dans les tissus. Il n'y a pas jusqu'à l'état hypnotique qu'on ne puisse songer à expliquer suivant le même principe, s'il est vrai, comme le veut Preyer, qu'il soit l'effet d'une espèce de peur.

Allons plus loin encore et laissons percer le bout de l'oreille du botaniste. La physiologie végétale, il est vrai, est une physiologie lente : les phénomènes vitaux des plantes sont beaucoup moins vifs que ceux des animaux, et les plantes ont généralement le temps de se débarrasser de leurs ponogènes au fur et à mesure de leur production. Cette élimination est d'autant plus facile que la cellule végétale possède dans sa vacuole centrale une sorte d'égout en miniature, où elle peut déverser ce qui la gêne, le suc cellulaire étant efficacement séparé du protoplasme actif par une couche limitante qui s'oppose à la diffusion. Mais que les plantes nous présentent, par exception, des mouvements rapides, comparables à ceux de l'autre règne, et aussitôt le phénomène fatigue apparaît avec tous ses caractères habituels : témoin la Sensitive.

Les déchets de la vie cellulaire sont, du reste, nuisibles pour la plante comme pour l'animal. Les Myxomycètes, au moment de former leurs spores, expulsent de leur protoplasme toutes les impuretés : grains calcaires, pigment, etc., qu'il renferme. Chez beaucoup d'Algues, le protoplasme de certaines cellules quitte son enveloppe en laissant derrière lui le suc cellulaire avec les substances qui y sont dissoutes ; le corps protoplasmique nage pendant quelque temps sous forme de zoospore, s'entoure d'une membrane nouvelle et germe : il a fait *peau neuve,* c'est un véritable rajeunissement, pour nous servir du terme favori d'Alexandre Braun. Les spermatozoïdes végétaux abandonnent souvent, avant la fécondation, une vésicule qui renferme divers résidus solides ou liquides. Une telle élimination d'une partie de la cellule se retrouve très généralement dans les éléments sexuels, mâles et femelles, et il est difficile de n'y pas voir une sorte d'épuration : cette portion de rebut, qui représente le bouc chargé des péchés d'Israël, le protoplasme la rejette, et s'il la reprend parfois, c'est sans doute qu'elle a été lavée alors par le liquide ambiant (observations de de Bary sur les Saprolegniées?). Je pense, pour le dire en passant, que c'est également de cette manière qu'il faut interpréter dans le règne animal les globules polaires des œufs : cela est à coup sûr plus vraisemblable que l'opinion originale, mais par trop fantaisiste de Minot, qui voit dans ce phénomène l'expulsion du côté mâle d'une cellule supposée hermaphrodite.

En dehors de la fécondation, les plantes nous offrent encore des faits analogues. Les grandes Algues marines qu'on nomme Laminaires, intercalent tous les ans une fronde nouvelle à la base de l'ancienne, tandis que celle-ci périt et se détache. Il ne semble pas qu'on ait donné jusqu'ici une explication biologique de la chute automnale des feuilles : n'est-il pas clair cependant que la plante se débarrasse ainsi des produits inutiles, gênants ou nuisibles, qui se sont accumulés pendant l'été? A ce point de vue, les arbres à feuilles caduques représenteraient dans nos climats une adaptation plus parfaite que les arbres à feuilles persistantes, car ceux-là renouvellent et rajeunissent chaque année les organes de l'assimilation chlorophyllienne, alors que ceux-ci sont obligés de les construire en matériaux épais et moins favorables à la pénétration de la lumière, afin de résister aux intempéries de la mauvaise saison.

Si notre théorie du sommeil est exacte, on est amené à se demander s'il n'existe pas des contrepoisons de nos ponogènes soporifiques, des *ponolytes* si l'on veut, qui puissent contre-balancer l'action fatigante des produits de l'activité. Une solution de morphine, c'est du sommeil en bouteille; aurons-nous un jour de la veille mise en flacons? Pourquoi pas? Grützner et Gscheidlen (¹) ont établi que des substances réductrices se forment dans le muscle par l'effet de la contraction; et, réciproquement, il paraît d'après Kronecker (²) que les oxydants, tels que le permanganate de

---

(¹) Hoppe-Seyler, *Physiol. Chemie*, 1881, p. 664.

(²) *Ber. d. Sächs. Akad.*, 1871, p. 694 (cité dans Hermann, *Handbuch*, t. I, 1, p. 124.)

potasse en solution très faible, rendent au muscle fatigué de l'excitabilité et de la force. Nous savons de même que les leucomaïnes sont oxydables et il est vraisemblable qu'on peut les détruire au moyen d'oxydants. Le bâillement, cette inspiration profonde de l'homme fatigué, aurait-il pour but de lui fournir précisément un surcroît d'oxygène?

Mais à côté des oxydants, il se peut que l'on découvre de véritables antidotes des leucomaïnes narcotiques; par exemple, des alcaloïdes antagonistes de ces substances, comme l'atropine est antagoniste de la pilocarpine. Le café qui réveille le cerveau, le coca qui supprime, dit-on, pendant plusieurs jours la faim et la fatigue, sont peut-être du nombre. Hâtons-nous toutefois d'ajouter que si un produit pharmaceutique parvient à éliminer artificiellement la fatigue, cela ne veut pas dire qu'il procure du même coup la restauration organique, l'effet réparateur d'un bon sommeil (¹).

Il ne faudrait pas vouloir tout expliquer par des alcaloïdes et, suivant le mot de Guérin (²), « après avoir abusé des microbes, tâchons de ne pas verser dans l'ornière des ptomaïnes ». Mais il est juste de remarquer que si Selmi a vu toute l'importance des alcaloïdes animaux pour la médecine légale, si Gautier, Bouchard et d'autres ont indiqué leur intervention dans la genèse des maladies, leur rôle utile dans la physiologie normale reste tout entier à étudier, et c'est là un sujet qui nous promet encore de nombreuses découvertes. Déjà nous entrevoyons que l'ivresse du travail,

---

(¹) Il est probable, d'après notre théorie, que l'ingestion de grandes quantités de viande, surtout de viande crue, provenant d'animaux fatigués, ait sur l'organisme une action fatigante et soporifique. C'est une question que je me permets de recommander aux hygiénistes. Il y a là peut-être un facteur qui contribue au sommeil des animaux de proie après leur repas et à la sieste dont il a été parlé plus haut (Cf. PREYER, *Rev. sc.*, 9 juin 1877, p. 1178). PLINE dit (*Nat. Hist.*, XXVIII, § LXXIX) : « Somnos fieri lepore sumpto in cibis Cato arbitratur. » Mais le témoignage de Pline et de Caton mériterait d'être rafraîchi par des expériences modernes.

(²) *Bull. Ac. méd. Paris*, 1886, nº 7, p. 242.

l'ivresse du triomphe, l'ivresse de l'amour pourraient bien cesser d'être des métaphores et se ramener à l'action de toxiques divers sur nos centres nerveux. J'espère avoir montré combien il est probable que la fatigue est, au sens propre du mot, un empoisonnement dont le sommeil est l'antidote normal. Qui sait si beaucoup d'actes physiologiques (respiration, mouvements du cœur, miction, défécation) ne sont pas, comme le sommeil, sous la dépendance de corps spécifiques, agissant, soit sur les centres nerveux, soit sur les organes périphériques? Le rythme organique serait dû alors à ce qu'un acte physiologique donné engendre des substances qui tendent à provoquer l'acte contraire, comme la descente du pendule fournit l'énergie nécessaire pour le faire remonter. Un travail tout récent de Zuntz et Geppert (1) ne conclut-il pas qu'en dehors de la teneur du sang en oxygène et en acide carbonique, il y a encore une substance particulière et inconnue, produite surtout par l'activité musculaire, qui intervient normalement pour régler les mouvements respiratoires?

VI.

Nous pouvons, pour terminer, condenser en peu de lignes notre théorie du sommeil :

L'activité de tous les tissus (et en première ligne des deux plus actifs, qui sont le tissu nerveux et le tissu musculaire) engendre des corps, plus ou moins analogues aux alcaloïdes, les leucomaïnes.

Ces leucomaïnes sont fatigantes et narcotiques.

Donc, ces leucomaïnes doivent occasionner à la longue la fatigue et amener le sommeil.

Au réveil, si l'organisme est reposé, c'est que ces corps ont disparu.

---

(1) *Biol. Centralbl.*, 15 mars 1886.

Donc, ils se détruisent et s'éliminent pendant le sommeil normal, réparateur.

Tout cela paraît logiquement inattaquable; mais il appartient à l'expérience directe de donner des preuves où nous n'apportons encore que des arguments. Le dosage des leucomaïnes, leur recherche dans le cerveau, l'étude plus complète de leurs propriétés physiologiques, sont les premiers problèmes qu'il y aura à résoudre.

On peut se demander si les leucomaïnes de Gautier se rapprochent vraiment autant des ptomaïnes et des alcaloïdes proprement dits que l'admet cet auteur. C'est là une question de degré sur laquelle on peut différer d'opinion. Ce qui paraît établi par ses recherches, c'est la formation très générale d'alcalis organiques dans les êtres vivants, ce sont les propriétés narcotiques de plusieurs d'entre ces corps. Et c'est tout ce qu'il faut pour servir de point de départ à la théorie toxique du sommeil telle que nous l'entendons.

Si maintenant, Messieurs, nous nous posons la question qui sert de titre à cette causerie : « Pourquoi dormons-nous? » nous aurons au moins la consolation de pouvoir répondre, en paraphrasant le mot de Molière : « Parce qu'il se forme en nous des substances dormitives ».

DISCUSSION.

M. Du Pré. — Je désirerais savoir comment M. Errera explique le contact de la substance ponogène et de la cellule. Comment se produit cette influence, par quelle sorte de mécanisme se fait le transport?

En second lieu, d'après les idées émises, en mangeant beaucoup de viande, nous absorberions une plus grande quantité de substance ponogène; il suffirait donc d'ingérer de la viande en abondance pour dormir profondément. Or, l'expérience indique le contraire.

M. Errera. — L'agent de transport de la substance ponogène comme des autres substances est le sang; les leucomaïnes, ainsi que la morphine, sont transportées vers la cellule nerveuse par la circulation, et, si la cellule est sensible à l'action de ces alcaloïdes, l'assoupissement se produit.

Quant à la seconde objection, l'absorption de la viande ou d'autres aliments peut amener le phénomène de la sieste après le repas. Cette propension au sommeil pourrait être produite aussi bien par l'action des substances ponogènes que par la suractivité circulatoire des organes digestifs.

M. Destrée. — A première vue, je suis porté à me montrer partisan de la théorie séduisante qui vient d'être émise; mais en examinant les arguments sur lesquels elle repose, il n'en est plus tout à fait de même. Ainsi, je crois que M. Errera a trop insisté sur les rapports qui existent entre la morphine, les ptomaïnes et les leucomaïnes; les réactions opérées par Brouardel et par Boutmy indiquent des rapports étroits entre les ptomaïnes, l'apomorphine et la muscarine; or, ces alcaloïdes n'ont rien de commun avec les substances ponogènes. La morphine n'est donc pas le seul alcaloïde qui se rapproche des ptomaïnes.

M. de Vaucleroy. — Il ne faut pas perdre de vue que la morphine dans ses effets n'est pas toujours identique; au lieu d'être toujours soporifique, elle est souvent excitante. Quant à l'absorption des leucomaïnes qui auraient une action analogue à celle de la morphine, elle n'est pas assez rapide pour expliquer la sieste. Au contraire, la circulation rend parfaitement compte du sommeil : tous les organes qui concourent à la digestion sont congestionnés, et le cerveau est anémié. De même une forte hémorragie chez un blessé détermine une anémie cérébrale et une tendance invincible au sommeil.

Quant à la chute des feuilles, n'est-elle pas simplement un effet du froid?

M. Errera. — Je répondrai d'abord à M. Destrée que, d'après un travail de M. Bettink et de M. Van Dissel, il y aurait parallélisme entre la morphine seule et les ptomaïnes.

Quant à l'effet excitant de la morphine qu'a signalé M. de Vaucleroy, je crois que cette excitation est un début d'action, un résultat de la première modification ressentie par la cellule nerveuse; plus tard seulement se manifeste l'effet sédatif. J'arrive maintenant à l'anémie cérébrale qui suffirait pour expliquer le sommeil. Celui-ci peut se produire après un repas ou après une blessure; ces deux causes amènent-elles le même effet et la dépression cérébrale n'est-elle pour rien dans l'assoupissement qui suit un traumatisme? Du reste, c'est le sommeil normal et périodique qu'il s'agit d'expliquer, et je ne crois pas que l'objection puisse infirmer l'action somnifère des leucomaïnes.

Pour la chute des feuilles, on ne saurait l'attribuer uniquement au froid, puisqu'il y a des plantes à feuilles persistantes. Les arbres, en automne, ne *laissent* pas tomber leurs feuilles, ils les *font* tomber : c'est un phénomène actif.

M. Destrée. — Je désire demander si les leucomaïnes de la viande introduites dans l'estomac ne forment pas des sels avec les acides de cet organe, et si ces sels ne sont pas facilement décomposables. J'ajoute qu'on a expérimenté l'action des extraits de viande, de l'extrait de Liebig en particulier, et qu'on a trouvé qu'ils contiennent de véritables poisons; mais jamais on n'a constaté le sommeil chez les animaux *comme conséquence* de l'absorption de ces extraits.

M. Errera. — L'acidité de l'estomac ne peut être invoquée contre la théorie que je défends; au contraire, les sels des leucomaïnes et des alcaloïdes sont plus solubles que les alcaloïdes et par conséquent plus facilement absorbables. Dans les expériences faites avec l'extrait de viande, l'attention ne s'est peut-être pas portée sur les phénomènes soporifiques, et il faut de nouveau expérimenter avant de pouvoir se prononcer. De plus, j'ai parlé de viande fraîche, crue, et non pas d'extraits de viande.

M. Heger. — La théorie que vient d'exposer avec tant de clarté

M. Errera, s'appuie sur des faits qui ne sont pas encore tous expérimentalement démontrés, et parmi les objections qu'elle soulève, je me permettrai de mentionner celle-ci : elle ne tient pas suffisamment compte des modifications circulatoires qui coïncident avec le passage de l'état de veille à l'état de sommeil.

Il y a sans doute des substances somnifères qui agissent directement sur le protoplasme des cellules nerveuses : l'expérience de Hermann qui baigne d'une solution d'hydrate de chloral le cerveau dénudé d'une grenouille exsangue et détermine ainsi directement le sommeil, en est une preuve. Mais, quelle que soit l'importance que vous attribuiez à cette action chimique locale, vous ne pouvez perdre de vue les phénomènes vasculaires qui s'accomplissent dans les diverses régions de l'encéphale et qui sont, je ne dis pas la cause, mais la condition du sommeil. Si je ne craignais d'abuser de votre bienveillante attention, je vous dirais volontiers comment je comprends la théorie vaso-motrice et sur quels faits je l'appuie.

En premier lieu vient la célèbre et ancienne expérience de Flourens : l'ablation de la partie superficielle du cerveau, chez le pigeon, produit d'emblée un état de somnolence tout à fait remarquable; les réflexes seuls persistent, la tête est inclinée, les paupières closes, la respiration lente et régulière; non seulement l'animal est endormi, mais il semble l'être définitivement, il dort d'une manière continue et les excitations extérieures ne le réveillent que temporairement. Ce premier fait présente à mes yeux une importance capitale : *l'abolition de l'activité corticale produit un sommeil instantané et persistant.*

Le deuxième fait auquel je rattache la théorie vaso-motrice est celui-ci : pendant le sommeil naturel ou artificiel, chez l'homme, il y a toujours un certain degré d'anémie, je ne dis pas cérébrale, mais corticale; les recherches de Mosso ont établi cette donnée avec la précision que comporte la méthode graphique, mais antérieurement à Mosso, de sérieux observateurs avaient mentionné la pâleur de la surface cérébrale chez l'animal endormi, en même temps que l'injection rapide de la pie-mère coïncidant avec le réveil. En rapprochant les deux faits que je viens de rappeler, j'arrive à me représenter de la manière suivante l'état de la circulation cérébrale pendant les deux états de veille et de sommeil : pendant la veille, le tonus vasculaire est développé comme le tonus des muscles du squelette ; les artérioles qui naissent des branches cérébrales antérieure, moyenne et postérieure, artérioles éminemment musculaires, sont suffisamment contractées pour permettre l'afflux sanguin vers la surface cérébrale, les centres corticaux sont alimentés et fonctionnent. Au contraire, dès que le sommeil tend à s'établir, le tonus vasculaire perd de sa valeur, les branches latérales très nombreuses qui naissent des artères cérébrales se dilatent et offrent au sang une voie largement suffisante ; la masse du sang qui vient de l'hexagone de Willis se dirige alors vers les régions opto-striées, vers le mésocéphale : l'écorce du cerveau est anémiée.

Représentons-nous la disposition anatomique particulière des vaisseaux cérébraux ; toutes les artères qui naissent de l'hexagone sont remarquablement longues et aucune n'arrive à l'écorce sans avoir fourni un nombre de branches dont les dimensions aussi bien que la quantité semblent hors de proportion avec le calibre du vaisseau mesuré à son origine. Pour que le sang arrive en abondance aux rameaux déliés qui terminent l'artère au niveau de l'écorce cérébrale, il faut que les branches auxquelles, pour bien rendre ma pensée, je donnerai le nom de « mésocéphaliques », soient contractées; si ces branches se dilatent, elles dériveront aussitôt vers le mésocéphale le sang qui allait se rendre aux régions intellectuelles; il y aura défaillance, insuffisance fonctionnelle dans l'écorce, le sommeil aussitôt s'établira comme il s'établit chez le pigeon dans l'expérience de Flourens.

A l'appui de la manière de voir que je viens d'exposer, on peut citer les faits de sommeil instantané, naturel ou provoqué, aussi bien que les faits de sommeil prolongé : n'en a-t-on pas vu qui duraient quarante jours ? Comment expliquer cela par les théories d'ordre purement chimique ?

Remarquez que la plupart des substances excitantes ou narcotiques sont des modificateurs puissants de la circulation : l'infusion de café est excitante, elle augmente la pression sanguine, élève la valeur du tonus vasculaire, stimule par suite la circulation corticale. L'hydrate de chloral paralyse les vaso-moteurs, et il en est de même de la plupart des hypnotiques. Pourquoi les membres gonflent-ils au début du sommeil, ainsi que l'a démontré Mosso au moyen du pléthysmographe, sinon par abaissement du tonus et dilatation des vaisseaux superficiels ?

J'ai entendu tantôt émettre l'hypothèse que les viandes provenant d'animaux fatigués auraient un pouvoir narcotique qui expliquerait la tendance au sommeil si fréquente après le repas. N'est-ce point là simplement un effet de la dilatation vasculaire coïncidant avec l'absorption digestive? Chez l'homme qui a bu et mangé abondamment, le diamètre de l'artère radiale augmente d'un tiers, la face est turgescente, le tonus vasculaire abaissé; l'anémie corticale étant la conséquence de cet état de la circulation, on s'explique la somnolence qui l'envahit; il semble que, dans les vacillations de l'intelligence qui se produisent pendant cette période d'invasion du sommeil, on puisse suivre les syncopes partielles qui résultent de la suppression successive de l'afflux sanguin dans les divers départements de la circulation corticale.

Que les substances ponogènes existent, je n'en doute nullement, mais, je le répète, je ne crois pas qu'on puisse, dans une théorie du sommeil, laisser de côté les phénomènes vaso-moteurs qui sont plus accusés dans la circulation cérébrale que dans tout autre département vasculaire.

M. Errera. — Je suis loin de vouloir me passer des phénomènes circulatoires qui ont une réelle importance, mais qui sont à eux seuls insuffisants, car la théorie vaso-motrice ne me paraît point expliquer le sommeil, alors qu'elle s'appuie sur des alternatives périodiques d'hyperémie et d'anémie de l'écorce grise, *sans nous dire la cause de ces alternatives.*

J'ajoute que, d'après les observations de Binz, l'anémie corticale, loin de précéder le sommeil, ne vient que plus tard. Il est donc plus naturel d'y voir l'effet que la cause du sommeil.

L'expérience de Flourens qui supprime les cellules de la couche corticale du cerveau et qui produit, par ce fait, un sommeil immédiat, n'est pas en contradiction avec ma théorie; l'abolition de la fonction après l'ablation expérimentale de la cellule peut aussi se comparer à l'action des leucomaïnes qui, par leur propriété narcotique, mettraient hors de combat les cellules nerveuses.

M. Vanderkindere. — Ne croyez-vous pas que le sommeil pourrait être le résultat d'une habitude acquise, sa périodicité ne serait-elle pas attribuable aux phénomènes cosmiques : la nuit succède au jour, l'obscurité à la lumière, le sommeil à la veille ?

M. Heger. — Le sommeil n'est pas périodique à tous les âges; il est presque continu chez le nouveau-né. Quant à l'habitude acquise, elle existe pour le sommeil comme pour les autres actes fonctionnels.

M. Du Pré. — Le besoin de dormir ne peut s'expliquer par la périodicité. Il est un proverbe : « Jeunesse qui veille, vieillesse qui dort, sont toutes deux près de la mort », qui est vrai et qui pourrait parfaitement s'adapter à la théorie de M. Errera; les vieillards auraient une tendance somnolente parce qu'ils ne pourraient plus expulser les matières ponogènes. Quant à l'hypnotisme provoqué chez une hystérique, il n'a aucun rapport avec le sommeil normal.

M. Houzé. — La vieillesse est l'âge où l'on dort le moins. Si l'on descend l'échelle des âges, on constate que le sommeil est de plus en plus prolongé; or, c'est chez l'enfant que la nutrition est le plus active, c'est vers les organes digestifs qu'afflue le sang. La théorie vaso-motrice nous donne à ce sujet des renseignements exacts; elle rend si bien compte des phénomènes de veille et de sommeil qu'il est inutile d'invoquer la présence des leucomaïnes. Quant aux vieillards dont parle M. Du Pré et qui seraient toujours assoupis, parce que leurs organes n'auraient plus assez de vitalité pour lutter contre les substances ponogènes, c'est pour moi une théorie peu probable. D'abord il est inexact que les vieillards à l'état physiologique aient une tendance à la somnolence; celle-ci est pathologique : interrogez les organes thoraciques et abdominaux et vous trouverez que certains d'entre eux sont congestionnés ou enflammés; ils détournent donc d'une manière continue le sang de son cours normal, et la couche corticale du cerveau est privée de son excitant. Cette anémie corticale persistante produit l'assoupissement, le sommeil. La théorie vaso-motrice est donc satisfaisante, et alors pourquoi formuler une hypothèse hasardée ?

J'aborde maintenant la deuxième observation de M. Du Pré : il n'y a pour lui aucun rapport entre le sommeil normal et l'hypnotisme qu'il considère comme un sommeil pathologique. Ici encore, je suis obligé par les faits à être d'un avis opposé. Le sommeil physiologique est le repos complet de tous les organes de relation : leurs fonctions sont momentanément soustraites au contrôle, à la direction qu'exercent sur elles, à l'état de veille, les centres idéo-moteurs.

L'hypnotisme est un état physiologique qu'on peut provoquer, à des degrés différents, chez des sujets qui, au point de vue de l'esprit et du corps, sont tout à fait normaux. Ce n'est pas seulement chez les hystériques, chez les névropathes qu'on peut déterminer les différentes phases de l'hypnotisme; chez ces derniers on peut admettre avec Charcot et son école qu'un élément pathologique entre en ligne; mais, je le répète, les recherches de Beaunis, de Liébaut, de Bernheim sont là pour prouver de la manière la plus formelle que l'hypnotisme n'est pas toujours pathologique, et qu'au contraire il peut devenir un agent thérapeutique précieux.

M. Errera. — L'hypnotisme n'est cependant pas un fait normal au même titre que le sommeil quotidien.

La discussion est close.

SUR

LE MÉCANISME DU SOMMEIL

APERÇU CRITIQUE

PAR

L. ERRERA (¹)

I.

La Société d'anthropologie a bien voulu écouter, il y a plus de huit ans, une communication intitulée : *Pourquoi dormons-nous?* dans laquelle je cherchais à réunir un faisceau de probabilités en faveur d'une théorie toxique du sommeil.

J'en rappellerai ici les traits essentiels (²).

Notre hypothèse s'appuie sur les belles découvertes de Selmi, relatives à la formation de produits alcaloïdiques dans la putréfaction des cadavres, et sur celles, non moins intéressantes et plus suggestives encore, d'Armand Gautier, au sujet de produits analogues engendrés par les animaux durant leur vie normale. De ces produits, les premiers ont reçu le nom de ptomaïnes; les seconds, celui de leucomaïnes. La distinction est moins fondamentale qu'on ne serait porté à le croire tout d'abord, puisque la putréfaction est la conséquence de la vie de certains microbes et qu'ainsi les pto-

---

(¹) Cette communication a été faite à la Société d'anthropologie de Bruxelles, le 25 mars 1895. Elle a paru dans le *Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles*, t. XIV, 1895-1896.

(²) *Pourquoi dormons-nous?* Communication faite à la Société d'anthropologie de Bruxelles, le 26 juillet 1886. (Bruxelles, 1887; tiré à part du *Bulletin* de cette Société, t. V, 1886-1887. — A paru également dans la *Revue scientifique*, 23 juillet 1887. Voir aussi p. 105 dans ce tome IV du *Recueil*.)

maïnes sont, en quelque sorte, les leucomaïnes normales de ces êtres.

Quoi qu'il en soit, le travail, dans les organismes, est indissolublement lié à des écroulements chimiques. Au nombre des déchets qui en résultent figurent les leucomaïnes. Transportées par le sang, elles sont retenues, sans doute, chimiquement par les centres cérébraux; et, comme plusieurs d'entre elles ont une action fatigante et narcotique, elles doivent amener à la longue la fatigue et le sommeil. Pendant l'activité, il se forme plus de ces leucomaïnes par écroulement, qu'il ne s'en détruit par oxydation. Mais, durant le sommeil, la destruction l'emporte. Leurs produits d'oxydation, n'ayant plus d'affinité spéciale pour le protoplasme de la substance grise, sont lavés et enlevés par le courant sanguin. La cellule nerveuse se trouve alors nettoyée; une légère excitation suffira à provoquer son réveil.

Travail, *fatigue*, *sommeil*, *réparation* et *réveil* ne sont plus seulement des événements qui se succèdent, mais des phénomènes qui s'enchaînent les uns aux autres, en un cycle régulier et nécessaire.

Les alternatives de veille et de sommeil deviennent, dans cette hypothèse, semblables aux mouvements rythmiques de la respiration ou aux phases d'activité et de repos d'un muscle.

En effet, les mouvements respiratoires sont essentiellement dus, d'après les travaux de Rosenthal, à l'excitation des centres bulbaires par le sang que les tissus ont modifié en le privant d'oxygène et en le chargeant d'acide carbonique. L'élégante expérience de Fredericq sur l'échange carotidien confirme tout à fait cette théorie. On sait en quoi elle consiste : Fredericq sectionne simultanément l'une des carotides à deux chiens ou à deux lapins et relie les deux animaux entre eux de façon à croiser leurs circulations céphaliques; il ligature ensuite à chacun l'autre carotide. Dans ces conditions, la tête de l'un des animaux ne reçoit que du sang venant du corps de l'autre, et réciproquement. Si l'on produit maintenant une pénurie d'oxygène et un excès d'acide carbonique dans la circulation de l'un d'eux, c'est l'autre — celui dont les centres respiratoires et la tête entière reçoivent ce sang non artérialisé — qui présente l'exagération caractéristique des mouvements respiratoires (¹). Le sang a donc transporté d'un animal à l'autre le trouble dû à une asphyxie incipiente et l'excitation qui en résulte.

De même, les recherches récentes de Mosso sont venues à l'appui de la théorie de Ranke sur la fatigue musculaire. « Il est certain, dit Mosso, que la substance du muscle engendre, durant le travail, des matières de rebut, des scories, pour ainsi dire, qui sont toxiques (²). » Ces matières, entraînées par le sang, altèrent sa composition. Voici une expérience de Mosso qui le prouve. A un chien endormi par la morphine, on injecte le sang d'un chien quelconque : rien de particulier ne se produit. Mais si on lui injecte le sang d'un chien qui a été tétanisé pendant quelques minutes au moyen d'un courant électrique, on constate chez le chien endormi l'anhélation respiratoire et l'accélération du cœur. Ces effets dépendent, non de l'acide carbonique qu'on peut éliminer par le battage, mais bien de substances spéciales qui ont modifié la composition du sang (³).

Entre la théorie respiratoire de Rosenthal, la théorie des substances musculaires « fatigantes » de Ranke et la théorie toxique du sommeil telle que Obersteiner, Binz, Preyer et moi-même nous l'avons successivement formulée et modifiée, il existe, on le voit, un indiscutable parallélisme.

II.

Mon travail d'il y a huit ans n'était à la vérité qu'un simple *Essai* sur lequel j'appelais, en termes formels, le contrôle de l'expérience directe (⁴).

(¹) Fredericq, *Bull. Acad. roy. Belg.*, 3ᵉ série, t. XIII, 1887, p. 417; — Id., *Travaux du laboratoire de Liège*, t. III, 1890, p. 1 ; — Bienfait et Hogge, *Ibid.*, p. 13.

(²) Mosso, *La fatigue*, trad. franç., p. 73. Paris, 1894.

(³) Mosso, *Op. cit.*, p. 75.

(⁴) *Pourquoi dormons-nous?* Tiré à part, pp. 9 et 25, ou pp. 113-133 de ce tome IV du *Recueil*.)

Malheureusement, il s'agissait là d'un domaine qui ne m'est pas familier et je me suis heurté à de grandes difficultés expérimentales. J'ai fait néanmoins, dès 1888 (en partie seul, en partie avec le concours obligeant du secrétaire général de notre Société, M. le Dr Jacques), un certain nombre d'expériences sur des chiens fatigués et non fatigués. Les résultats ont été peu concluants et ces recherches doivent être reprises.

En revanche, l'étude microchimique des alcaloïdes végétaux m'a fourni quelques données qui peuvent éclairer indirectement le problème du sommeil. Les alcaloïdes présentent, dans les plantes, une répartition topographique précise et très constante (1) : ils se forment dans les tissus actifs, comme des produits accessoires de leur activité même ; ils circulent ensuite de manière à s'accumuler et à se localiser en d'autres endroits. C'est précisément ce que notre hypothèse admet pour les leucomaïnes somnifères des animaux, engendrées par le travail de tous les organes, transportées par le courant sanguin et déposées peu à peu dans la substance grise jusqu'à l'encrasser, pour ainsi dire, et à suspendre temporairement son intégrité fonctionnelle.

Si cette accumulation cérébrale des leucomaïnes reste à prouver, au moins est-elle rendue très vraisemblable par la façon dont se conduisent des substances analogues dans l'organisme animal. Ainsi Lovett (2) a montré que la strychnine, qui agit surtout sur les cellules de la moelle épinière, s'y localise aussi d'une manière prépondérante . à l'action élective correspond une localisation élective. Ainsi encore Kochs (3) a pu confirmer les observations de Binz (4) sur l'action locale exercée par les soporifiques, qui rendent trouble la substance grise fraîche, alors que d'autres corps analogues, mais non soporifiques, ne produisent point cet effet.

---

(1) Voir à ce sujet : Errera, Maistriau et Clautriau, *Premières recherches sur la localisation et la signification des alcaloïdes dans les plantes* (Journal de la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, 1887, ou p. 147 du tome II de ce *Recueil*) et une série de travaux ultérieurs exécutés dans mon laboratoire.

(2) Lovett, *An experimental investigation of strychnine poisoning*. (Journal of physiology, 1888, t. IX, p. 99.)

(3) Kochs, *Centralbl. für klin. Medizin*, 1886, n° 51.

(4) Binz, *Arch. für exper. Pathol.*, VI, 1877, p. 313, et XIII, 1880, p. 163.

Mosso arrive à une conclusion semblable : « En analysant l'action élective des narcotiques et des anesthésiques, on voit que ces drogues suspendent les fonctions chimiques des cellules nerveuses. Chez un chien complètement insensibilisé par un anesthésique, on n'obtient plus d'augmentation de température [du cerveau], même en stimulant l'enveloppe cérébrale par un courant électrique. Ces résultats ne peuvent pas s'expliquer par le fait des changements de la circulation du sang (¹) ».

N'est-il pas naturel d'inférer de tout cela que s'il se forme dans l'organisme des leucomaïnes somnifères, elles doivent — déduction faite de ce qui se fixe, se détruit ou s'élimine dans le foie, dans le rein, peut-être aussi dans les capsules surrénales — aller se déposer peu à peu dans les cellules nerveuses dont la suspension d'activité est le caractère dominant du sommeil?

Mais à part ce point, qui me paraît mieux établi aujourd'hui qu'il y a huit ans, la théorie du mécanisme du sommeil se présente encore, à mes yeux, de la même manière qu'à cette époque. Si j'y reviens dès à présent, c'est que je voudrais jeter un regard sur quelques publications parues dans ces dernières années et qui ne me semblent pas toujours envisager la question sous son véritable aspect.

III.

Lors de la discussion à laquelle ma communication a donné lieu dans notre Société, en 1886, mon collègue et ami, M. le professeur Heger, a fait valoir avec beaucoup de netteté et de force les arguments qui parlent en faveur de la théorie vaso-motrice du sommeil (²). Pour lui, la cause du sommeil doit être cherchée dans

---

(¹) Mosso, *La température du cerveau.* (REVUE GÉNÉR. DES SCIENCES, 30 avril 1892, p. 266.)

(²) *Bull. de la Soc. d'anthrop. de Bruxelles*, t. V, 1886-1887.

un abaissement du tonus vasculaire : la masse du sang venant de l'hexagone de Willis se dirige alors vers le mésocéphale, et l'écorce du cerveau, anémiée, cesse temporairement son activité. A l'appui de cette explication, Heger rappelle qu'il y a toujours un certain degré d'anémie corticale durant le sommeil naturel ou artificiel, et que les substances excitantes ou narcotiques sont, la plupart, des modificateurs puissants de la circulation.

De Boeck et J. Verhoogen, dans un travail fait sous la direction d'Heger, se prononcent dans le même sens. Après avoir établi que la morphine abaisse la pression sanguine et modifie profondément la répartition du sang circulant dans l'encéphale, qu'elle anémie l'écorce et qu'elle hyperémie la base du cerveau, ils rattachent le sommeil artificiel, comme le sommeil normal, à ces modifications circulatoires (1).

Qu'est-ce à dire? Sans doute un relâchement des vaisseaux et une anémie corticale inciteront au sommeil, tandis que les phénomènes inverses le retarderont. On peut même se servir de ces données pour provoquer ou pour combattre le sommeil. C'est ainsi qu'Altdorfer (2) obtient le sommeil, dans les cas d'insomnie, en enveloppant la région lombaire et le ventre au moyen de linges trempés dans l'eau tiède. Il admet que cette eau ayant la même température que le sang détermine, par son contact avec la peau, une dilatation des vaisseaux périphériques, suivie d'anémie cérébrale.

Inversement, on raconte que la marquise du Châtelet, en préparant son mémoire de physique sur la nature du feu, qu'elle écrivit en huit nuits, combattit son effroyable fatigue en se trempant les mains dans l'eau glacée (3). L'eau froide doit agir ici en augmentant le tonus vasculaire et en activant par là la circulation corticale en même temps que le lavage des centres nerveux.

---

(1) J. De Boeck et J. Verhoogen, *Contribution à l'étude de la circulation cérébrale.* (Journ. de méd. de Bruxelles, 1890, n° 21, pp. 34, 40, 42.)

(2) *Semaine médicale,* 1889, n° 16 (Cité in Journ. de méd. de Bruxelles, 5 juin 1889, p. 355.)

(3) Cf. E. du Bois-Reymond, *Voltaire in seiner Beziehung zur Naturwissenschaft,* 1868, p. 16.

Tout cela est fort bien et j'en demeure d'accord. Loin de contester ces rapports entre les variations de la circulation cérébrale et les alternatives de sommeil et de veille, je les ai mentionnés expressément (¹). Mais on n'aperçoit pas le lien qui rattache, dans le cours normal des choses, ces modifications vaso-motrices au travail et à la fatigue et, au lieu de suffire à l'explication du sommeil, elles demandent bien plutôt elles-mêmes à être expliquées. Telle semble être, au fond, l'opinion d'Heger lorsqu'il dit (*loc. cit.*) que ces phénomènes vasculaires sont non « pas la cause, mais la condition du sommeil ».

J'irai plus loin, et je crois que l'ensemble de nos connaissances actuelles autorise même à n'y voir qu'un *effet* du sommeil.

En dehors des observations de Binz, que j'ai invoquées jadis, il serait facile de montrer qu'une série de physiologistes, parmi les plus récents et les plus compétents, concluent absolument dans ce sens.

Ainsi, Guinard, étudiant dans le laboratoire d'Arloing l'action de la morphine sur le courant sanguin, se prononce « en faveur du principe de l'indépendance qui existe entre les modifications de la circulation cérébrale et le sommeil morphinique (²) ». Dans une conférence extrêmement intéressante faite à Vienne, en 1890, à propos de la pathologie et de la physiologie du sommeil, sur laquelle nous aurons à revenir, Mauthner est plus catégorique encore : « L'opinion que le sommeil serait simplement produit par l'hyperémie ou l'anémie de certaines portions du cerveau, ou de toutes, doit, dit-il, être écartée comme surannée (³) ». A la suite de ses expériences sur les narcotiques, rappelées tantôt, Mosso proclame de même que « les doctrines qui voulaient expliquer le

---

(¹) *Pourquoi dormons-nous?* p. 4 du tiré à part ou p. 106 de ce tome IV du *Recueil.*

(²) GUINARD, *Comptes rendus Soc. biol.*, 26 juillet 1895, p. 573.

(³) MAUTHNER, *Wiener medizin. Wochenschrift*, 1890, p. 1185.

sommeil au moyen des changements de la circulation sanguine ne suffisent plus (¹) ». Et il ajoute cette remarque essentielle : « J'ai vu que nous pouvons nous éveiller, penser et avoir conscience avant que la circulation du sang ait eu le temps de se modifier ».

D'ailleurs, si l'anémie cérébrale était la condition principale du sommeil, on ne s'expliquerait guère que l'homme et beaucoup d'animaux *se couchent* pour dormir, ce qui doit faciliter l'afflux du sang vers le cerveau. Plusieurs hygiénistes conseillent même de dormir en plaçant la tête un peu plus bas que les pieds. Cette position a été recommandée très vivement par Meuli-Hilty, entre autres, qui s'est livré à un grand nombre d'essais (²). Le décubitus se concilie certes mieux avec notre hypothèse, dans laquelle le torrent sanguin est chargé du nettoyage des centres nerveux endormis, qu'avec la théorie vaso-motrice du sommeil.

IV.

Un second groupe de physiologistes s'est demandé, à l'exemple de Bouchard, si la toxicité des urines n'est pas de nature à nous expliquer le sommeil. Bouchard n'avait-il pas constaté, en les injectant au lapin, que les urines émises par l'homme pendant la veille sont narcotiques, tandis que les urines du sommeil sont convulsivantes, et qu'en outre celles-là sont beaucoup plus toxiques que celles-ci (³)?

Mais il ressort des recherches de Lépine, Aubert et Stadthagen que l'action toxique des urines est due, pour la majeure partie, aux sels inorganiques qu'elles renferment, et, d'après les expériences de Laehr, c'est probablement à leur teneur plus considé-

---

(¹) MOSSO, *Les phénomènes psychiques et la température du cerveau.* (ARCH. ITAL. DE BIOLOGIE, XVIII, II, 1892, p. 286.)

(²) MEULI-HILTY, *Das rationelle Schlafen.* (PFLÜGER'S ARCHIV, t. XXXVIII, 1886, pp. 339-357.)

(³) BOUCHARD, *Comptes rendus,* 29 mars 1886, p. 729.

rable en sels de sodium et de potassium que les urines du jour doivent leur toxicité supérieure (1).

Dans une note qui a pour titre : *Le sommeil hivernal est-il le résultat d'une auto-intoxication physiologique* (2) ? Raphaël Dubois annonce aussi qu'il a injecté à des lapins l'urine de marmottes hivernantes et qu'il n'a pas observé chez eux de tendance au sommeil. Ce fait lui semble en contradiction avec l'hypothèse que j'ai exposée sur la cause du sommeil.

J'avoue que je ne saurais guère accorder d'importance, dans la question qui nous occupe, aux expériences sur l'action narcotique des urines ou d'autres excrétions. Le rein n'est pas un simple filtre au travers duquel passeraient, pêle-mêle, tous les produits diffusibles de l'organisme : il modifie les uns, il en retarde d'autres, arrête ceux-ci, expulse ceux-là, et conclure directement de ce qui existe dans l'urine à ce qui se passe dans toute l'économie, c'est un peu trop vouloir juger une fabrique par la seule inspection de ses eaux d'égout.

En tout cas, il paraît rationnel de fonder une théorie du sommeil sur les produits que l'on trouve dans les tissus mêmes de l'organisme plutôt que sur ceux qu'il rejette par ses excrétions (3).

V.

Il semble difficile de croire qu'une proportion variable d'eau contenue dans le système nerveux soit la cause de notre sommeil quotidien. Cette théorie bizarre a cependant été soutenue, il y a quelques années, par Rosenbaum (¹).

---

(1) Cf. Breisacher, *Zur Physiologie des Schlafes* (Du Bois-Reymond's Archiv für Physiologie, 1891, p. 331) et les auteurs qu'il cite. — Laehr, *Versuche über den Einfluss des Schlafes auf den Stoffwechsel* (Allg. Zeitschr. für Psychiatrie, t. XLVI, 1889, p. 303). (Cette revue, que je n'avais pu me procurer à Bruxelles, m'a été obligeamment prêtée par mon collègue, M. le professeur Van Bambeke, de Gand.)

(2) Raph. Dubois, *Comptes rendus Soc. biol.*, 6 avril 1889, p. 260.

(3) Cf. Errera, *Pourquoi dormons-nous?* 1887, p. 9, ou p. 113 de ce tome IV du *Recueil*, et *Note sur la théorie toxique du sommeil.* (Comptes rendus Soc. biol., 27 juin 1891, p. 508.)

Si l'on cherche à dégager ce qu'il y a d'essentiel dans sa brochure érudite, mais assez diffuse, on voit qu'il s'appuie surtout sur les données de la pathologie relatives à des maladies dans lesquelles le sommeil ou des symptômes torpides analogues jouent un rôle prédominant. Suivant Buhl (²), il y aurait toujours, dans ces maladies, augmentation de la teneur en eau du cerveau, et telle serait la cause de la dépression psychique et de la somnolence observées. Partant de là, et invoquant en outre la formation de l'eau comme produit d'oxydation pendant l'activité des organes, Rosenbaum échafaude cette hypothèse : La fatigue et le sommeil seraient dus à l'accumulation d'eau dans le système nerveux ; pendant le sommeil, cet excès d'eau serait éliminé.

Les arguments par lesquels l'auteur étaye encore son opinion sont fort peu probants. C'est ainsi qu'il cite les travaux bien connus de Ranke (³), d'après qui les muscles et les nerfs, en se fatiguant, deviennent plus riches en eau aux dépens du plasma sanguin.

Mais d'abord, il n'est pas certain que les nerfs se fatiguent comme les muscles. Au contraire, la plupart des expérimentateurs récents concluent à l'*infatigabilité* des nerfs périphériques (⁴). Au lieu de la fatigue des nerfs, il faut donc parler sans doute d'une fatigue des cellules nerveuses centrales. Puis, Rosenbaum oublie que, par un simple lavage au moyen de liquides aqueux indifférents ou par l'action de la circulation sanguine, Ranke restituait l'excitabilité au muscle fatigué, ce qui concorde mal avec l'idée que l'eau était la cause de la fatigue.

D'ailleurs, le fait d'une accumulation d'eau dans le muscle qui a travaillé se comprend sans peine. Le travail s'accomplit au prix de

---

(¹) E. ROSENBAUM, *Warum müssen wir schlafen?* Berlin, 1892.

(²) BUHL, in *Ziemssen's Handbuch der spez. Pathol. und Therapie,* 1874, t. II, 1, p. 122.

(³) ROSENBAUM, *Op. cit.*, p. 35.

(⁴) Voir les travaux de BERNSTEIN, WEDENSKY, BOWDITCH, MASCHEK, SZANA, MAREŠ.

dédoublements chimiques : des substances complexes — albuminoïdes, glycogène, etc. — se brisent en substances plus simples. Or, toutes les substances organiques solubles étant sensiblement isotoniques, c'est-à-dire exerçant, par gramme-molécule, à peu près la même attraction vis-à-vis de l'eau, *tout dédoublement de leur molécule est un doublement de pouvoir osmotique.* Ainsi l'on voit que, nécessairement, un organe qui travaille et est le siège d'écroulements moléculaires doit, par cela même, soutirer une plus grande quantité d'eau au sang qui le baigne. Cette conclusion, dont nous n'avons pas à faire ressortir ici la portée, s'impose à tout naturaliste que l'étude des cellules végétales a familiarisé avec les phénomènes de l'osmose. Elle vient, du reste, de recevoir une confirmation nouvelle dans les expériences exécutées par Miss E. Cooke, au laboratoire de Loeb, d'après lesquelles le muscle gastrocnémien de la grenouille au repos est isotonique avec une solution de chlorure de sodium de 0.75 à 0.85 °/₀, tandis que le même muscle tétanisé équivaut à une solution de 1.2 à 1.5 °/₀ (¹).

Une explication analogue rend compte de l'augmentation d'eau signalée par Buhl dans le cerveau, à la suite de maladies qui le fatiguent et le dépriment.

Dans le cerveau, comme dans le muscle, l'augmentation d'eau est donc un effet et non la cause de la fatigue. Aussi la théorie de Rosenbaum ne saurait-elle être acceptée.

VI.

Après s'être prononcé, comme on l'a lu plus haut, contre l'hypothèse qui fait du sommeil une auto-intoxication physiologique, Raphaël Dubois, dans une communication récente (²), s'est déclaré, au contraire, nettement en sa faveur. Son adhésion n'en a que plus

---

(¹) JACQUES LOEB, *Some facts and principles of physiological morphology*, Biological lectures delivered at Woods's Hall, p. 47. Boston, 1894.

(²) RAPH. DUBOIS, *Autonarcose carbonico-acétonémique, ou sommeil hivernal de la marmotte.* (COMPTES RENDUS, 25 février 1895, p. 458.)

de prix. Il considère maintenant comme démontré que le sommeil hivernal de la marmotte est une « autonarcose ». Seulement, ce n'est pas dans l'urine ou dans l'extrait alcoolique des fèces, c'est dans l'organisme même qu'il croit avoir découvert les produits narcotiques. Voilà précisément où, en réponse à la première note de Dubois, je conseillais de les rechercher (1) : sur ce point, il ne me paraît donc plus y avoir de divergence entre nous.

Mais, d'accord sur le principe, je ne puis me rallier aux conclusions spéciales du physiologiste de Lyon.

« J'ai en vain, dit-il, recherché la présence de toxalbumines, de toxines et de principes analogues somnifères, dans l'organisme et dans les excrétions des marmottes en hivernation; mais l'analyse des gaz du sang m'a donné des résultats très importants, au point de vue de l'explication du sommeil et de l'hypothermie. »

Contrairement à ce que pourrait faire supposer le début de cette phrase, l'auteur indique, dans le sang des marmottes, des substances somnifères. Il est vrai que ce ne sont pas des « toxines » : c'est, d'après lui, de l'acide carbonique et de l'acétone.

Il a trouvé, dans le sang artériel de l'animal hivernant, à peu près autant d'oxygène qu'à l'état de veille. Quant à l'acide carbonique, déjà très abondant durant le jeûne hivernal, il augmente de $0^{cc}42$ à $0^{cc}71$ environ, par 100 c. c. de sang, quand l'animal tombe en torpeur. « Or, on sait — continue l'auteur — qu'en faisant respirer des mélanges convenables d'acide carbonique et d'oxygène à des lapins, on peut provoquer une narcose prolongée, accompagnée d'hypothermie considérable. Le même effet s'obtient avec la marmotte... »

Pendant le sommeil hivernal, il y a aussi déshydratation du sang qui devient plus dense, plus riche en globules rouges.

De l'avis de l'auteur, « l'accumulation d'acide carbonique dans le sang et la déshydratation de ce dernier suffisaient à expliquer, à la fois, l'autonarcose et l'autohypothermie de l'hivernant ». Mais, en outre, il se produirait de l'acétone, et cela d'une manière bien plus accentuée dans l'état de torpeur profonde que dans la vie active Or, « 5 c. c. d'acétone injectés dans le tissu cellulaire d'une grosse marmotte nourrie et n'hivernant pas, ont amené une torpeur prolongée, ressemblant beaucoup à celle de l'hivernation, mais sans hypothermie bien accentuée ».

---

(1) *Note sur la théorie toxique du sommeil.* (Comptes rendus Soc. biol. de Paris, 27 juin 1891, p. 508.)

Voici la conclusion : « Pour ces raisons et pour d'autres, qui seront développées et accompagnées de tous les documents nécessaires dans un mémoire complet, je considère comme démontré que le sommeil hivernal de la marmotte est une autonarcose carbonico acétonémique » ; et il ajoute, quelques jours plus tard : « mais surtout carbonique (¹) ».

Sera-t-il permis, dès à présent, de faire des réserves au sujet de cette argumentation et de cette conclusion ? Les faits avancés par R. Dubois montrent seulement dans l'accumulation d'acide carbonique et d'acétone une *conséquence* du sommeil, et en particulier du ralentissement de la circulation et de la respiration (²). Ils ne nous apprennent rien du tout quant à la cause du sommeil et du réveil. Cela résulte des données mêmes de Dubois : « L'acide carbonique s'accumule depuis le commencement du sommeil jusqu'à la fin (³). » Si donc ce gaz existe en plus grande quantité dans le sang au moment où va se produire le réveil qu'à celui où va se produire l'engourdissement, cela suffit à prouver qu'il n'est point la cause du sommeil.

VII.

Il me reste à parler de ce qu'on a appelé la *théorie histologique du sommeil*. Je ne m'étais point d'abord proposé de le faire, n'ayant nullement la prétention de passer en revue tout ce qui a été publié

(¹) RAPH. DUBOIS, *Comptes rendus Soc. biol.*, 2 mars 1895, p. 151.

(²) Sur l'augmentation de l'acide carbonique dans le sang pendant le sommeil naturel ou artificiel, voir aussi L DE SAINT-MARTIN, *Comptes rendus*, 1887, t. CV, p. 1124.

(³) *Comptes rendus*, 25 février 1895, p. 459. — Voir les nombres à l'appui dans RAPH. DUBOIS, *Variations des gaz du sang chez la marmotte.* (COMPTES RENDUS SOC. BIOL., 22 décembre 1894, p. 821.)

sur notre sujet. Mais la discussion dont ma communication a été suivie dans notre Société m'engage à intercaler ici une analyse rapide de l'hypothèse soutenue par Mathias Duval.

En réalité, c'est une forme nouvelle de la *théorie du sommeil par discontinuité* (« Unterbrechungstheorie »), d'après laquelle le sommeil ne serait ni un arrêt du fonctionnement des organes périphériques, ni à proprement parler une cessation de l'activité centrale, mais seulement une interruption temporaire de la transmission nerveuse entre la périphérie et le centre. Cette idée remonte à Purkinje; Mauthner l'a reprise il y a cinq ans et l'a développée avec un talent remarquable (¹). Il est facile de la caractériser, si nous recourons à la comparaison classique du système nerveux avec un réseau télégraphique : le sommeil consiste alors en une interruption du fil conducteur et non en une suspension du service dans le bureau central ou dans les bureaux situés aux extrémités de la ligne.

Pour Mauthner, les sens ne sont pas abolis pendant le sommeil, puisqu'un bruit, une lumière, un choc, agissent encore sur notre sensibilité; les cellules de l'écorce cérébrale peuvent fonctionner aussi, puisque nous rêvons; mais les connexions centripètes entre les organes des sens et l'écorce grise, d'une part, les connexions centrifuges entre cette écorce et les muscles, d'autre part, seraient temporairement interrompues. Où se fait cette interruption? En s'éclairant de la pathologie du sommeil, Mauthner la localise dans la substance grise circumventriculaire.

C'est encore par une interruption passagère que la théorie « histologique » prétend expliquer le sommeil. Seulement, il s'agit cette fois des prolongements des cellules nerveuses que Golgi, Ramon y Cajal, Van Gehuchten et d'autres ont étudiés avec tant de soin. On admet aujourd'hui qu'il n'y a pas d'anastomoses durables entre les cellules nerveuses ou neurones, mais simple contact entre leurs

---

(¹) Mauthner, *Zur Pathologie und Physiologie des Schlafes nebst Bemerkungen über die « Nona »*. (Wiener medizin. Wochenschr., 1890, nᵒˢ 23 à 28.)

prolongements : à la notion traditionnelle de la continuité du système nerveux s'est substituée celle de la contiguïté. Que ces prolongements soient mobiles, qu'ils puissent tantôt s'étendre et tantôt se rétracter de façon à amener le contact ou à l'interrompre, et l'on concevra sans peine que les réflexes s'accomplissent plus ou moins facilement, que des associations d'idées se produisent ou disparaissent, que les impressions arrivent ou n'arrivent pas à la conscience, que les impulsions motrices soient transmises aux muscles ou arrêtées en route, que l'organisme veille ou qu'il soit endormi.

Telle est l'hypothèse que les découvertes récentes de l'histologie ont fait naître et que Rabl-Rückhard, Lépine et Mathias Duval ont formulée, indépendamment l'un de l'autre ([1]).

Extension des ramifications nerveuses terminales pendant la veille, rétraction de ces « pseudopodes » pendant le sommeil, en un mot, mouvements amiboïdes des neurones, cela est assurément fort ingénieux. Et s'il faut avouer, avec Morat, von Kölliker et d'autres, que la base sur laquelle s'appuient ces suppositions est encore bien fragile, il me semble tout aussi prématuré de les rejeter que de les accueillir sans réserves. La structure rigide et la non-contractilité des cylindres-axes qui a été invoquée comme une objection sérieuse, n'exclut pas, à la rigueur, des mouvements amiboïdes dans les arborisations terminales les plus délicates.

Je n'entends donc nullement écarter *a priori* l'hypothèse du sommeil par discontinuité, soit qu'il s'agisse d'une sorte de relai interrupteur général, tel que Mauthner l'admet, soit qu'il s'agisse d'innombrables interruptions locales, comme le soutiennent Rabl-Rückhard, Lépine et Duval. Mais voici où je veux en venir : même si l'on arrivait à démontrer ces discontinuités périodiques de la transmission nerveuse, cela ne suffirait point à constituer une théorie du sommeil. Je ne puis m'empêcher d'insister là-dessus. Tant que vous ne m'avez pas fait saisir à quoi sont dus les changements périodiques auxquels vous rattachez le sommeil, pourquoi ces alternatives, pourquoi ce rythme, vous ne m'avez pas expliqué pourquoi nous dormons, ou, du moins, votre explication est tout à fait incomplète.

---

[1] Rabl-Rückhard, *Sind die Ganglienzellen amöboid? Eine Hypothese zur Mechanik psychischer Vorgänge* (Neurologisches Centralblatt, 1890, n° 7) (cité par Kölliker). — Lépine, *Un cas d'hystérie à forme particulière* (Revue de médecine, août 1894). — Id., *Comptes rendus Soc. biol.*, 16 février 1895, p. 85. — Mathias Duval, *Hypothèses sur la physiologie des centres nerveux; théorie histologique du sommeil* (Comptes rendus Soc. biol., 8 février 1895, p. 74). — Id., *ibid.*, 15 février 1895, p. 86. — Morat, *ibid.*, 22 février 1895, p. 114. — von Kölliker, *Kritik der Hypothesen von Rabl-Rückhard und Duval über amöboide Bewegungen der Neurodendren* (Sitzungsb. der Würzburger physik. medic. Gesellsch., 9 mars 1895).

Mauthner l'a bien compris. Il ne manque pas de ramener l'arrêt temporaire dans le fonctionnement de la substance grise circumventriculaire aux modifications chimiques que le travail y détermine. Il lui paraît vraisemblable qu'il y a là accumulation de produits d'épuisement et que le lavage sanguin les enlève pendant le sommeil. Lépine l'a compris également, et il montre que la théorie histologique se concilie avec la théorie chimique du sommeil. Duval, tout en négligeant la question des rapports entre la fatigue et le sommeil, parle dans sa seconde communication d'un chimiotropisme possible des cellules nerveuses, qui étendraient ou rétracteraient leurs prolongements sous des influences chimiques, comme le font les leucocytes. A cela, von Kölliker objecte, il est vrai, que les leucocytes sont attirés par des sécrétions microbiennes ou des produits de décomposition de certains tissus, et qu'il devrait y avoir alors dans l'organisme normal des composés chimiques analogues. Ne pourrait-on pas répondre à l'illustre anatomiste de Wurzbourg que de telles substances existent et que l'analogie entre certains produits normaux de la désassimilation et les produits de régression formés par les microbes ou les tissus en dégénérescence s'affirme précisément de plus en plus? C'est sur cette analogie même que se fonde notre hypothèse toxique du sommeil.

Tome IV, 1895.

VIII.

Mentionnerai-je encore la théorie « dynamique » de Serguéyeff(¹), d'après laquelle la veille serait une assimilation, le sommeil un rejet d'éther impondérable? Il me faudrait avouer alors que je ne suis pas parvenu à la comprendre. Citerai-je enfin l'opinion de ceux qui admettent un centre spécial, présidant au sommeil (²)? Mais, pas plus que la théorie circulatoire ou celle de la discontinuité, la théorie d'un centre ne suffit à nous rendre compte de l'enchaînement normal et nécessaire qui rattache les uns aux autres le travail, la fatigue, le sommeil, la réparation et le réveil. Ce ne sont point, à vrai dire, des théories, puisqu'on se borne en quelque sorte à déplacer la question.

Or, nous savons bien que, dans le cours normal des choses, l'organisme ne dort pas et ne travaille pas indéfiniment. Après un temps donné, le sommeil cesse *de lui-même*, comme le travail cesse *forcément*. Semblables en cela à la respiration et à la production de chaleur, le travail et le sommeil sont donc soumis à une « autorégulation » véritable. Tout se passe comme si l'activité engendrait la cause du sommeil, et comme si le sommeil la détruisait.

Tel est l'aspect sous lequel, à notre sens, le problème doit toujours être considéré. Et alors, de quelque façon qu'on le retourne, on est ramené à la notion des déchets organiques, occasionnés par le travail et réagissant à leur tour sur l'économie, de façon à provoquer d'abord la cessation du travail, et le sommeil ensuite. C'est là la conception essentielle que Ranke, pour la fatigue musculaire, Obersteiner, pour le sommeil, ont été, je pense, les premiers à dégager avec netteté. Il serait fastidieux d'énumérer ceux qui s'y

---

(¹) S. Serguéyeff, *Le sommeil et le système nerveux. Physiologie de la veille et du sommeil*, 2 vol. Paris, 1890. (Analysé par Fr. Paulhan dans la *Revue philos.*, 1891, 2ᵉ sem., p. 293.)

(²) Landois, *Lehrb. der Physiologie*. Vienne, 1891. (Cité par Rosenbaum.)

sont ralliés depuis. On a déjà vu que Mauthner y est très favorable; Laehr (¹) et Mosso (²) l'adoptent. L'un de nos psychologues les plus subtils, Delbœuf (³), penche aussi vers cette interprétation.

En attribuant le sommeil à une action locale des leucomaïnes de la fatigue sur les centres nerveux, il est aisé de comprendre qu'il y ait presque toujours à la fois des centres assoupis et des centres éveillés. J'insistais déjà dans ma première communication sur ces *sommeils partiels*, qui embrassent aussi les phénomènes du somnambulisme et du rêve. On prévoit qu'en général les centres délicats qui interviennent dans les opérations intellectuelles les plus hautes et dans la conscience, seront les premiers endormis et s'éveilleront les derniers.

Mais tout est relatif. Les centres cérébraux d'un sauvage ne valent pas assurément ceux de Galilée, de Newton ou de Darwin : ils ne s'en assoupiront pas moins lorsque les déchets somnifères les auront envahis. Le sommeil pourra se présenter avec les mêmes caractères fondamentaux, les mêmes causes, le même mécanisme, sinon partout où il y a des cellules vivantes, du moins partout où il y a un système nerveux : chacun endort ce qu'il peut. Nous concevons parfaitement des alternatives de torpeur et d'activité, même en l'absence d'un cerveau. Le chien sans cerveau de Goltz dort et s'éveille à peu près comme un chien normal (⁴), et l'on sait qu'il en est de même pour les pigeons (⁵) : il existe donc parfois une veille

---

(¹) Laehr, *Versuche üb. d. Einfluss des Schlafes auf den Stoffwechsel.* (Allg. Zeitschr. f. Psychiatrie, t. XLVI, pp. 314-315.)

(²) Mosso, *La fatigue*, p. 74.

(³) Delbœuf, *Matière brute et matière vivante*, 1887, p. 37. — Dans la série d'articles que le même auteur a publiés dans la *Revue philosophique*, en 1879 et 1880, sous ce titre : *Le sommeil et les rêves*, il se contentait de rattacher le sommeil, d'une façon générale, à ce que la sensibilité est émoussée par l'usage même qui en est fait (*loc. cit.* févr. 1880, p. 164).

(⁴) Goltz, *Neurologisches Centralblatt*, juin 1889.

(⁵) Voir encore tout récemment : Baratinsky, *Effets produits par des narcotiques sur les animaux privés d'une partie du cerveau*. (Arch. des sc. biol. de Saint-Pétersbourg, t. III, 2, 1894, pp. 177-178.)

et un sommeil cérébelleux, une veille et un sommeil médullaires, indépendants des hémisphères cérébraux.

Dois-je m'excuser, en finissant, d'avoir consacré ces pages à de la critique et à de l'hypothèse? Sans doute, dans les sciences, les progrès durables s'accomplissent par l'observation et l'expérience. Mais l'hypothèse et le raisonnement ont aussi un rôle indispensable. On dira que ce sont là vérités bien banales : il faut pourtant les répéter, puisque certains esprits persistent à vouloir que l'on s'en tienne exclusivement aux faits. Or, c'est l'abus de l'hypothèse qui est seul blâmable, et l'on est en droit d'y recourir, lorsqu'on le fait avec modération, prudemment, consciemment, en ayant soin de ne jamais confondre des probabilités avec des preuves, et la vraisemblance avec la certitude.

On me pardonnera donc si j'ai cherché à établir que l'hypothèse toxique du sommeil est celle qui, à l'heure actuelle, répond le mieux aux faits. Elle a déjà été l'origine de bon nombre de travaux expérimentaux, et il en faudra encore beaucoup pour l'asseoir ou la renverser définitivement. Mais si une hypothèse provoque à l'expérience, si elle stimule à la recherche de faits nouveaux, qu'elle soit vraie ou qu'elle soit fausse, elle aura été utile.

DISCUSSION.

M. **Maréchal** remercie M. Errera d'avoir présenté à la Société d'anthropologie une communication aussi intéressante, et lui demande s'il a connaissance de la théorie nouvelle de Duval sur le sommeil.

Les recherches de Golgi et de Ramon y Cajal ont démontré que les cellules nerveuses constituaient des unités morphologiques propres, que les prolongements d'une cellule nerveuse ne se continuaient pas avec les prolongements des cellules voisines, qu'il y avait entre eux simple contact. Duval admet que ces prolongements, tant protoplasmatiques que cylindraxiles, sont pourvus de mouvements amiboïdes; au moment du sommeil, ils se rabattent vers le corps cellulaire et coupent ainsi toute communication avec les cellules voisines. Les substances hypnogènes dont parle M. Errera n'auraient-elles pas comme propriété de déterminer la rétraction de ces prolongements protoplasmatiques?

M. **Errera** connaissait ces recherches ; mais l'explication donnée par M. Duval concerne tout au plus l'un des éléments du mécanisme du sommeil et ne nous éclaire pas sur sa cause. M. Errera a tenu à indiquer par sa communication ce qui lui paraît être le résultat direct du travail et le facteur primaire du sommeil; la rétraction des prolongements protoplasmatiques ne saurait être que secondaire.

M. **Dallemagne** se demande s'il est bien établi que les prolongements des neurones soient mobiles et rétractiles. La théorie du neurone elle même est-elle définitive? Elle vient déplacer le siège principal d'activité de la cellule nerveuse et donner aux prolongements extra-cellulaires une importance exagérée. Certains procédés de préparation autres que la méthode de Golgi montrent cependant que les éléments nerveux sont continus.

Dans un autre ordre d'idées, M. Dallemagne désirerait savoir comment M. Errera explique, dans sa théorie, le sommeil hypnotique. Il lui paraît que ces deux modes de sommeil, hypnotique et naturel, ne sont point si différents l'un de l'autre. Il suffirait, pour qu'on pût les identifier, de démontrer l'existence d'un centre du sommeil que l'hypnotisme mettrait en activité. Il faut étudier le sommeil hypnotique pour mieux comprendre le sommeil naturel.

M. **Errera**, comme M. Dallemagne, croit que l'étude du sommeil hypnotique pourrait donner des indications intéressantes sur le mécanisme du sommeil naturel; seulement, il faut bien le dire, les phénomènes fondamentaux, caractéristiques du sommeil, sont plus frappants et mieux enchaînés dans le sommeil naturel. Il fait remarquer du reste à M. Dallemagne qu'il doit y avoir quelque différence entre ces deux modes de sommeil; il semble, en effet, qu'on puisse considérer comme démontrée l'origine cérébrale du sommeil hypnotique, et cependant les animaux privés de cerveau, tels que Goltz en possède, tombent dans le sommeil à des heures déterminées.

M. **Dallemagne** insiste sur l'existence probable d'un centre du sommeil. Dans le sommeil hypnotique, en effet, la volonté de dormir produit le sommeil ; des phénomènes d'association y interviennent donc ; l'idée de dormir s'associe à certaines manœuvres qui déterminent le sommeil. Or, ces associations se comprennent difficilement, s'il n'existe pas dans le cerveau un centre qui les coordonne.

M. **Errera**, même s'il admettait l'opinion de M. Dallemagne, ne croirait cependant pas devoir donner au centre dont il parle la place prépondérante dans la production du sommeil. Il est évident que si l'on considère le sommeil comme la suppression du fonctionnement cortical, différents facteurs pourront le produire; mais ils ne détermineront pas l'apparition des phénomènes si caractéristiques et si nettement enchaînés du sommeil naturel vrai : le travail, la fatigue, le sommeil, la réparation et le réveil. C'est ce cycle qu'une bonne théorie du sommeil doit expliquer d'une manière satisfaisante.

M. **De Boeck** ne songe pas à dénier aux agents chimiques la capacité de produire le sommeil, mais ce fait ne suffit pas à lui seul à l'expliquer. Les modifications circulatoires invoquées par M. le D^r Heger sont nécessaires ; sans elles, le sommeil, même lorsqu'il est d'origine chimique, est impossible. Qu'elles puissent à elles seules déterminer le sommeil, M. De Boeck en trouve la preuve dans la communication même de M. Errera. L'application du drap mouillé tel qu'il est préconisé par Altdorfer, ou tel qu'il est employé communément en médecine, n'a certes pas pour effet de faire naître brusquement dans l'économie des substances ponogènes ou de les jeter en grandes quantités dans la circulation. Il détermine une dilatation générale des vaisseaux, l'anémie de l'écorce cérébrale, et par conséquent le sommeil.

La découverte du neurone paraît donner de la vraisemblance à la théorie de M. Errera; cependant M. De Boeck ne voit pas, si l'on admet cette manière de voir, la nécessité d'invoquer pour expliquer le sommeil la mobilité des prolongements protoplasmatiques; les modifications chimiques suffisent à elles seules. Si les éléments du système nerveux sont discontinus, si le cylindre lui-même est formé, comme M. Demoor l'a démontré, de segments juxtaposés de composition chimique différente, les transmissions nerveuses se feront, comme M. le D^r Heger l'a signalé dans une conférence à la Société de microscopie, et comme M. De Boeck a essayé de le démontrer plus tard, grâce à des phénomènes de tension superficielle aux points de contact des segments successifs du cylindre-axe ou des prolongements des neurones. Or, les phénomènes de tension superficielle sont essentiellement régis par la composition des surfaces de contact; la modification de cette composition pourrait donc suffire à elle seule à expliquer le sommeil, sans qu'il faille invoquer l'hypothèse de Duval.

M. De Boeck persiste cependant à croire à la théorie circulatoire du sommeil; celui-ci n'est possible que s'il y a dilatation générale des vaisseaux de l'organisme et anémie corticale.

M. Errera revient sur les arguments qu'il a invoqués en faveur de la théorie chimique du sommeil et rappelle les expériences de Binz et de Kochs : ceux-ci ont démontré l'action directe des alcaloïdes hypnogènes sur la substance grise de l'écorce. En outre, chez des animaux trépanés, Binz a pu constater que l'anémie est consécutive, et non antérieure au sommeil. La théorie circulatoire paraît donc en défaut, dans certains cas au moins; et elle est sûrement incomplète, puisqu'elle ne nous fait pas saisir le lien qui rattache le sommeil au travail.

M. Vanderkindere se demande si l'apparition périodique du sommeil n'est pas liée à certaines influences telluriques mal déterminées encore; les animaux se préparent à dormir aussitôt que la lumière solaire disparaît. D'autre part, M. Vanderkindere voudrait s'expliquer comment, si la théorie chimique du sommeil est vraie, un excès de travail et de fatigue puisse empêcher le sommeil.

M. Errera ne croit pas beaucoup à l'influence de facteurs telluriques sur la production du sommeil; les toxines qu'il invoque agissent en diminuant l'irritabilité nerveuse; tous les facteurs qui opéreront dans le même sens, contribueront à favoriser le sommeil: tels l'obscurité, le silence. C'est la raison de l'apparition du sommeil chez les animaux le soir, lorsque la nuit se fait. Mais un homme ou un animal qui travaillent la nuit dormiront le jour.

Quant au second point soulevé par M. Vanderkindere, M. Errera fait remarquer que les substances chimiques ont une action différente suivant la dose : le sublimé est l'agent antifermentescible par excellence; cependant, à dose excessivement minime, c'est au contraire un stimulant de la fermentation : à la dose de deux millionièmes, il excite la vitalité de la levure de bière. De même, certaines substances (sulfate ferreux, nitrate d'urée) hâtent, retardent ou empêchent la coagulation de l'albumine suivant les proportions employées.

M. Houzé s'était, lors de la première communication de M. Errera, rallié à la théorie circulatoire défendue par M. Heger. Aujourd'hui, il a plus de tendance à admettre la théorie chimique. M. Errera a cité certaines substances ponogènes et démontré comment elles agissent. M. Houzé y ajoutera l'hydrate de chloral, dont l'action sur les éléments nerveux est évidente : il a été prouvé que ce sont d'abord les cellules corticales de la zone motrice qui subissent l'influence de ce corps.

Il est porté à considérer les modifications circulatoires qui se produisent dans le sommeil, comme des effets secondaires: sa conviction repose sur les recherches de Féré qui ont démontré que certaines substances hypnogènes se localisent dans les cellules de l'écorce sur lesquelles elles ont une action élective; lorsqu'on administre pendant quelque temps du bromure de potassium à un malade, on le retrouve en partie dans l'écorce cérébrale.

M. **De Boeck** ne considère pas les expériences de Binz comme concluantes; elles ont été faites dans de mauvaises conditions. Binz enlève des fragments de substance grise et les place dans des solutions diverses; il constate que leur aspect se modifie dans une solution de morphine. M. De Boeck se demande si le même fait ne se produirait pas en plaçant les fragments de tissu nerveux dans une solution de strychnine dont l'action excitante est bien connue. Les expériences du même genre faites avec l'hydrate de chloral sont sans valeur; l'hydrate de chloral a une action caustique énergique sur les tissus organiques; il est employé communément comme moyen de fixation et de durcissement en histologie.

M. **Errera** fait observer que les expériences de Binz concordent avec celles de Rossbach et de Kochs. Il est très remarquable que le trouble particulier produit dans la substance grise par la morphine, le chloral, l'éther ne se manifeste nullement pour la caféine, la cocaïne, la pilocarpine.

M. **Bergé**, reprenant la remarque faite par M. Vanderkindere, croit impossible de nier l'influence du milieu dans la production du sommeil; l'activité au travail, le nombre d'heures de sommeil varient suivant les climats et avec la température.

SUR UNE

CONDITION FONDAMENTALE D'ÉQUILIBRE

DES CELLULES VIVANTES

PAR

L. ERRERA (¹)

La membrane des cellules animales ou végétales présente souvent une épaisseur, une résistance et une rigidité considérables. Mais ces propriétés, elle ne les acquiert qu'avec l'âge; au moment de sa formation, la membrane est, au contraire, toujours mince et plastique, et ce n'est pas sans raison que Hofmeister la regardait comme demi-liquide. Par son aptitude à changer facilement de forme et par son extrême minceur, la membrane cellulaire nouvelle se trouve ainsi dans les mêmes conditions que les lames liquides minces, les lames d'eau de savon, par exemple. Plateau a fait voir que ces lames sont si légères que l'action de la pesanteur y devient négligeable, et qu'elles se façonnent pour ainsi dire uniquement sous l'influence des forces moléculaires. Pareille conclusion est par conséquent applicable aussi aux membranes des cellules, et cela d'autant mieux qu'elles sont plongées en général dans un milieu protoplasmique. Ce milieu, plus ou moins fluide, dont la densité est très voisine de la leur, doit, en vertu du principe d'Archimède, diminuer encore davantage l'action de la pesanteur.

Nous arrivons ainsi à cette conclusion, qu'*une membrane cellulaire*,

---

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin des séances de la Société belge de microscopie*, t. XIII, nº 1, séance du 30 octobre 1886; elle a paru également dans les *Comptes rendus* de l'Académie des sciences de Paris, du 2 novembre 1886.

au moment de sa genèse, tend à prendre la forme que prendrait dans les mêmes conditions une lame liquide sans pesanteur.

Ce principe paraît avoir une grande importance : il fait comprendre un très grand nombre de formes organiques et il permet, pour la première fois, de rattacher l'architecture des cellules à la physique moléculaire. C'est ce que nous nous proposons de montrer plus en détail dans un travail qui paraîtra prochainement (¹). Nous nous bornerons aujourd'hui à exposer quelques-unes des applications de notre principe général.

Comme l'ont établi les géomètres et les physiciens, une lame liquide homogène et sans pesanteur ne peut persister que si elle constitue une surface à courbure moyenne constante. Donc, les membranes cellulaires homogènes doivent aussi, au moment de leur genèse, remplir cette condition. Si l'on se souvient, en outre, que les membranes cellulaires très jeunes sont presque toujours homogènes, il résulte que la membrane extérieure d'une cellule isolée, tout aussi bien que la cloison qui sépare deux cellules dans un tissu, représentent généralement, au moment de leur formation, des surfaces à courbure moyenne constante. Ces deux déductions sont pleinement vérifiées par l'observation microscopique.

Il existe un nombre illimité de surfaces à courbure moyenne constante, mais Plateau a démontré qu'il y en a seulement cinq qui sont de révolution, savoir : la sphère, le plan, le cylindre, et celles qu'il a appelées onduloïde, caténoïde et nodoïde. Beaucoup de végétaux inférieurs (Conjuguées, etc.), qui constituent sensiblement des figures de révolution, sont en effet, soit des sphères, soit des assemblages de deux ou plusieurs des surfaces que nous venons de nommer. Les cylindres ou les portions d'onduloïdes terminés par des calottes sphériques sont très fréquents ; et l'on peut même calculer dans ces cas la relation qui doit exister entre le rayon de la calotte sphérique et la courbure du cylindre ou de l'onduloïde, pour que la constance de la courbure moyenne soit respectée.

Lorsqu'une grande cellule se divise simultanément en plusieurs

---

(¹) Voir ce travail, p. 169.

autres, l'ensemble des cloisons nouvelles constitue ce que l'on peut nommer, à l'exemple de Plateau, un *système laminaire*. Or, ce physicien a prouvé par l'expérience et par le raisonnement, que dans un tel système trois cloisons aboutissent toujours à une même arête en formant des angles dièdres égaux de 120° et que les arêtes, droites ou courbes, concourent toujours par quatre en un même point en formant entre elles des angles plans égaux de 109° $^1/_2$ environ. Ces deux lois se retrouvent aussi avec une approximation remarquable, lors de la division simultanée des cellules; par exemple dans les endospermes et les sporanges des végétaux, etc.

Mais le cas le plus ordinaire de la division des cellules est la bipartition. Ici, la cloison nouvelle s'attache partout à une cloison plus ancienne et déjà rigide. Il est facile de démontrer, soit directement, soit en s'appuyant sur une formule de Van der Mensbrugghe, que dans ce cas, la cloison nouvelle doit partout couper à angles droits la cloison primitive. On retrouve ainsi, par voie déductive, le principe fécond de la section rectangulaire des cloisons, découvert par Sachs. Notre théorie nous dit, en outre, que la cloison nouvelle doit présenter en tous ses points une courbure moyenne constante.

C'est surtout chez les plantes supérieures que la bipartition est de règle, et c'est chez elles aussi que nous trouvons les plus beaux exemples de section rectangulaire. Elles possèdent même un organe spécial — le corps lenticulaire qui se forme entre les deux noyaux à la fin de la caryocinèse — grâce auquel l'attache rectangulaire des cloisons est amenée d'une manière en quelque sorte mécanique, ainsi que je l'ai déjà indiqué il y a plusieurs années (¹).

Notre principe permet aussi de se rendre compte des tensions

(¹) [Voir *Recueil de l'Institut botanique*, t. I, p. 70.

A l'appui de l'idée que la division rectangulaire est plus primitive et que le phragmoplaste n'est qu'un moyen de la réaliser, on peut invoquer *Cladophora*, *Spirogyra*, *Fucus*, etc., où il y a une section rectangulaire non dépendante d'un corps lenticulaire.]

qui règnent dans les membranes et dans les couches des corps organiques stratifiés, au moment de leur genèse, et, à ce point de vue encore, il est susceptible d'applications nombreuses. De son côté, la turgescence qui existe dans les cellules végétales donne lieu aussi à une tension des membranes, de sorte que nous devons retrouver dans les tissus adultes, formés de cellules turgescentes, la jonction des cloisons par trois et des arêtes par quatre. Un coup d'œil jeté sur tout dessin histologique bien fait, montre encore une fois l'accord de l'observation avec la théorie.

Il n'a été question jusqu'ici que des membranes homogènes. Pour les membranes qui ne le sont pas, on démontre aisément que la courbure moyenne, au lieu d'être constante, doit être en chaque point en raison inverse de la tension. De là, par exemple, l'accroissement de courbure caractéristique des points végétatifs.

Enfin, il est facile de comprendre, d'après notre théorie, que l'on pourra dans bien des cas reproduire les formes des cellules au moyen de lames d'eau de savon.

UEBER

ZELLFORMEN UND SEIFENBLASEN

VON

L. ERRERA (¹)

Der wesentliche Inhalt des Vortrages, welcher durch Versuche mit Seifenwasser-Glycerin, mikroskopische Präparate und Zeichnungen erläutert wurde, ist kurzgefasst folgender :

I. — Die Molecularstatik der Flüssigkeiten, besonders diejenigen Erscheinungen, welche von der sogenannten Oberflächenspannung abhängen, sind für die gesamte Physiologie von ausserordentlicher Wichtigkeit. Hierauf wiesen im vorigen Jahre Leblanc (März), Fuchs (April), Vortr. (Ende October) und Berthold (Anfang November) unabhängig von einander hin. Aehnliche Vorstellungen scheinen auch schon früheren Forschern, wenn auch sehr unbestimmt, vorgeschwebt zu haben : Leidenfrost (1756), Bütschli (1876) u. A.

Es sollen hier nur die Zellformen eingehender besprochen werden. Sie lassen sich trotz ihrer unendlichen Mannigfaltigkeit alle auf das Prinzip der Oberflächenspannung zurückführen.

II. — Im Moment ihres ersten Auftretens ist eine Zellmembran äusserst dünn, weich, plastisch und veränderlich in Bezug auf die

---

(¹) Cette communication a été faite au Congrès des naturalistes et médecins allemands, à Wiesbaden, 1887. Elle a paru dans le *Tageblatt* de ce congrès, et dans *Botanisches Centralblatt*, Bd XXXIV, p. 395, 1888.

gegenseitige Lage ihrer einzelnen Teilchen. Da sie also in allen massgebenden Eigenschaften mit einer dünnen Flüssigkeitslamelle übereinstimmt, so ergibt sich der Schluss : Eine Zellmembran hat im Augenblicke ihres Entstehens das Bestreben, diejenige Gestaltung anzunehmen, welche eine gewichtslose Flüssigkeitslamelle unter denselben Bedingungen annehmen würde. Daraus lässt sich nicht nur die Anordnung, sondern auch die Form der Zellen ableiten.

III. — In Betreff der Flüssigkeiten überhaupt ist zuerst die Existenz einer von dem Inneren verschiedenen Oberflächenschicht zu erwähnen, deren Dicke man auf etwa $^1/_{20}$ μ geschätzt hat (Plateau, Quincke). Diese Schicht übt einen capillaren Druck P aus und ist der Sitz einer tangentialen Spannung T, welche durch einen einfachen Versuch nach Van der Mensbrugghe nachgewiesen wurde.

Ferner wurde gezeigt, dass bei gekrümmter Oberfläche der Gesamtdruck nach innen gleich $P + Q$ ist, wenn man mit Q das Product aus Spannung T und mittlerer Krümmung $\frac{1}{2}\left(\frac{1}{R}+\frac{1}{R'}\right)$ bezeichnet. Für dünne Flüssigkeitslamellen, z. B. Seifenblasen, fällt P weg, und der nach innen gerichtete Druck ist in jedem Punkte = Spannung × mittlere Krümmung. Soll die Lamelle im Gleichgewicht sein, so muss dieser Wert überall derselbe sein, also :

$$T\left(\frac{1}{R}+\frac{1}{R'}\right)=\text{Konstante}.$$

Bei einer homogenen Lamelle ist T unveränderlich, und die Bedingung des Gleichgewichts wird $\frac{1}{R}+\frac{1}{R'}=C$, d. h. die mittlere Krümmung ist für die ganze Fläche konstant.

IV. — Dies wären die einfachen Prinzipien, die der ganzen Zellarchitektonik zu Grunde liegen.

Die letzte Gleichung bedeutet, wenn wir sie auf die Zellen übertragen : Eine homogene Zellmembran muss im Augenblick ihrer Entstehung eine Fläche mit konstanter mittlerer Krümmung

(= Minimalfläche) darstellen. Es zeigt sich nun mathematisch und experimentell, dass es unendlich viele solcher Flächen gibt, und dem entspricht ja auch die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit der Zellgestalten. Von der grossen Anzahl dieser Flächen wurden als wichtigste die Umdrehungsflächen besprochen und teilweise verwirklicht, deren es, wie Plateau lehrte, nur sechs gibt: Ebene, Kugel, Cylinder, Catenoïd, Nodoïd und Unduloïd. Da nun diese Flächen, mit Ausnahme der Kugel, nicht in sich geschlossen sind, so bedürfen sie, um einen Körper zu bilden, stets zweier Abgrenzungen, die jedoch nicht aus Ebenen, sondern im einfachsten Falle aus Kugelcalotten bestehen, deren Radius durch die mittlere Krümmung der Umdrehungsfläche gegeben ist.

Es wurde nun die Uebereinstimmung von wirklichen Zellformen mit den Anforderungen dieser Theorie an einigen Beispielen dargetan.

V. — In Bezug auf Zellteilung wurde zunächst erörtert, dass bei der simultanen Mehrteilung die neu entstandenen Wände einem Lamellensystem entsprechen müssen, wie man es beim Ausgiessen von Seifenwasser, Bier etc. aus einer enghalsigen Flasche erhält. In einem solchen Schaumgewebe treffen nun, wie Plateau und Lamarle bewiesen, stets drei Flächen an einer Kante unter gleichen Winkeln von 120° zusammen, und die geraden oder krummen Kanten vereinigen sich zu vieren in einem Punkt unter gleichen Winkeln von 109° 28′ 16″. Dieses bestätigt sich auch bei der simultanen Mehrteilung der Zellen (Endosperme, Sporangien etc.).

VI. — Bei der gewöhnlichen Zweiteilung setzt sich die neue Wand an eine ältere und festere an. Da nun mit dem Festerwerden die Spannung zunimmt (Quincke), so müssen hier die Ansatzwinkel der neuen Wand kleiner als 120° sein, und wenn, wie häufig der Fall, die alte Wand bereits ganz fest geworden ist, so werden sie gleich 90°. Dies ist die Begründung des Hofmeister-Sachs'schen Prinzips der rechtwinkligen Schneidung. Ferner muss aber auch die neue Wand eine Fläche von konstanter mittlerer Krümmung darstellen. Der Zusammenhang der Krümmung mit der äusseren Gestalt der Mutterzelle wurde durch Versuche festgestellt. Insbesondere war die Entstehung von uhrglasförmigen Zellwänden leicht nachweisbar.

Im Anschluss hieran wurde gezeigt, wie die scheinbar schiefen Wände der Moosrhizoïden in Wirklichkeit sohlenförmig sind und rechtwinklig ansetzen, und wie ihre vorauszusehende doppelte Krümmung auch durch die Beobachtung bestätigt wird.

VII. — Bei vielen — nicht bei allen — Pflanzenzellen entsteht bekanntlich die neue Membran im Aequator eines sogenannten « Komplexes von Verbindungsfäden » oder eines Phragmoplasten (Wandbildners), wie man das Gebilde kurz nennen könnte. Dieses Gebilde, welches etwa nach Art der Nucleole periodisch auftritt und verschwindet, hat gewöhnlich die ungefähre Form eines Rotationsellipsoïds, und es ist einleuchtend, dass diese Form einen rechtwinkligen Ansatz der neuen, weichen, äquatorialen Wand an die alte, bereits erhärtete notwendig herbeiführen muss. In allen den Zellen, bei denen ein solcher Phragmoplast vorkommt, wird also die neue Membran von demselben gleichsam mechanisch in die beste Gleichgewichtslage gebracht.

VIII. — Der rechtwinklige Ansatz bedingt die Richtung der neuen Wand nur in der Nähe der Ansatzstelle; in der Mitte der Zelle sind dagegen verschiedene Richtungen möglich, wenn nur die Konstanz der mittleren Krümmung beibehalten wird. Daher sind orthogonale Trajectorien nur ein Grenzfall, dem sich die Zellnetze um so mehr nähern, je kleiner die einzelnen Zellen sind. Dies ist an Vegetationspunkten mit einer Scheitelzelle leicht zu erkennen.

IX. — In ausgewachsenen Pflanzengeweben tritt die passive Spannung der Zellwand durch den Turgor, an Stelle der aktiven Oberflächenspannung. Die Gruppierung nach Winkeln von 120° bleibt daher erhalten oder wird sogar durch nachträgliche Verschiebungen erreicht, falls ursprünglich rechtwinklige Schneidung stattgefunden hatte.

X. — Die Arbeiten der Physiker zeigen, dass die Oberflächenspannung sich schon durch geringe physikalische oder chemische Einwirkungen erheblich ändern kann; sie nimmt z. B. durch Festwerden zu, durch Erwärmung ab. So gibt es denn auch viele nicht homogene und ungleich gespannte Zellmembranen; bei diesen kann die mittlere Krümmung also nicht konstant sein, sondern sie muss der Gleichung $T\left(\frac{1}{R}+\frac{1}{R'}\right)=C$ zu Folge, in jedem Punkte der Spannung umgekehrt proportional sein. Dadurch erklärt sich die Krümmungszunahme in Vegetationspunkten, u. s. w. Es dürfte dies wahrscheinlich auch einiges Licht auf die Reizkrümmungen der Pflanzen werfen.

XI. — Da die vom Redner entwickelten Anschauungen von der stofflichen Natur der die Zelle begrenzenden Haut unabhängig sind, so lassen sie sich auch auf tierische Zellen, sowie auf nackte Zellen jeder Art anwenden. Hier ist notwendigerweise die Hautschicht das Formbedingende, weil sie der Sitz der Oberflächenspannung ist. Es zeigte ja auch Plateau, dass die für Flüssigkeitslamellen gültigen Prinzipien ebenso die Gestaltungen gewichtsloser Flüssigkeitsmassen beherrschen.

XII. — Ferner ist klar, dass die entwickelten Anschauungen auch auf nicht zellige Gebilde sich ausdehnen lassen : so z. B. auf Form und Gruppierung der Stärkekörner, auf Ansatz der Cellulosebalken von Caulerpa, auf viele Diatomeensculpturen (Cocconeis Scutellum; Surirella Gemma etc.), auf Bienenzellen (Müllenhoff), u. s. w.

XIII. — Die Flächen mit konstanter mittlerer Krümmung sind fast immer Flächen minimae areae. So wäre denn rein mechanisch begründet, dass die Organismen, wie Hofmeister sagte, « das Ideal eines Baues von möglichst grosser Festigkeit bei möglichts geringer Masse » darstellen.

Herr J. Noll weist darauf hin, dass aus der Aehnlichkeit der äusseren Erscheinung nicht auf eine Identität der Ursachen brevi manu geschlossen werden dürfe. Er gibt zu, dass die Oberflächenspannung bei nackten Protoplasten unzweifelhaft eine bedeutende Rolle spiele, betont demgegenüber aber, dass es sich bei allen höheren Pflanzenformen gar nicht um nackte Plasmamassen, sondern um solche, die von fester Membran umschlossen seien, handle. Von dem Momente ab, wo die Gestaltung einer höheren Pflanze beginne, habe man es mit festen Membranen auf der Oberfläche zu tun, indem sich die befruchtete Eizelle sofort mit einer solchen umgebe. Es müsse also gezeigt werden, wenn man die Form physikalisch ableiten wolle — deren letzte Ursache dann immer noch in unbekannten Zuständen des Protoplasmas zu suchen sei, welche die Oberflächenbeschaffenheit so oder so bestimme — es müsse gezeigt werden, dass für feste Membranen dieselben physikalischen Gesetze, wie für Flüssigkeitshäutchen giltig seien; da liege der Schwerpunkt. — Er fragt weiter den Vorredner, wie er die eigenartigen Stachelbildungen der Desmidiaceen in Uebereinstimmung mit den Wellenkurven ihres Körpers bringe.

Herr Errera erwidert, dass es für die Theorie genüge, wenn die Teilchen der im Entstehen begriffenen Zellwand nur gegenseitig verschiebbar sind, nach Art der Teilchen einer Flüssigkeit, und das sei wohl nicht zu bezweifeln. Was die passive Turgorspannung festgewordener Membranen betrifft, so habe Mach gezeigt, dass passiv gespannte, dünne Kautschuklamellen sich ebenso wie Flüssigkeitslamellen verhalten. Die Desmidiaceen endlich seien gerade für die Theorie sehr günstig. Denn die Stachelbildungen entstehen immer erst nachträglich : die zuerst gebildete Wand wird an gewissen Stellen wieder weicher, und dementsprechend nehme hier die Krümmung zu. Eine Spitze sei eben nichts anderes, als eine allmählich steigende Krümmung.

An der Diskussion beteiligen sich noch die Herren Zacharias, Detmer, Chmielewsky und Büsgen.

MOUVEMENT PROTOPLASMIQUE

ET

TENSION SUPERFICIELLE

PAR

L. ERRERA (1)

L'orateur s'occupe d'abord du *mouvement amiboïde,* tel qu'on l'observe dans les masses protoplasmiques nues, privées d'enveloppe résistante. Il l'envisage comme la forme primordiale, ancestrale de tous les mouvements des organismes et y rattache avec Sachs les diverses sortes de mouvement — *circulation*, *rotation* — que le protoplasme présente lorsqu'il est en quelque sorte emprisonné dans la membrane de cellulose.

Il décrit en détail les changements de position et de forme des corps chlorophylliens dans les cellules végétales et l'influence de la lumière sur ces phénomènes.

Quant aux causes mécaniques des divers mouvements du protoplasme, M. Errera montre comment, à son avis, l'étude de la tension superficielle est de nature à éclairer vivement ce problème. Il lui semble en effet légitime d'admettre : 1° que les masses protoplasmiques semi-liquides possèdent comme les liquides une couche superficielle (*Hautschicht* des auteurs allemands) qui est le siège d'une tension ou *force contractile*, et 2° que cette tension superfi-

---

(1) Cette communication a été faite à la Société belge de microscopie, dans sa séance du 24 décembre 1887. Le résumé que nous reproduisons ici est celui qui a paru dans le *Bulletin* de cette société, t. XIV, pp. 43-46.

UNE EXPÉRIENCE

SUR

L'ASCENSION DE LA SÈVE DANS LES PLANTES

PAR

L. ERRERA (¹)

Dès les débuts de la physiologie végétale, on reconnut que les plantes en pleine végétation puisent dans le sol et exhalent dans l'atmosphère des quantités d'eau considérables, et l'on ne tarda pas à s'assurer que c'est dans le bois que le courant ascensionnel a son siège. Restait à spécifier par quelle partie des éléments ligneux cette sève chemine et quelles forces la font monter dans les arbres à des hauteurs de 30, 50, 100 mètres et même davantage. Ce sont là deux problèmes beaucoup plus difficiles qu'il ne semble à première vue. Malgré une série d'admirables travaux qui, depuis Hales jusqu'à nous, embrassent une période de plus d'un siècle et demi, diverses théories sont encore en présence et l'accord n'est pas fait entre les physiologistes.

Nous ne nous occuperons dans cette notice que du *chemin* suivi

---

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique*, t. XXV, 2ᵉ partie, 1886. Une traduction allemande, avec quelques petites modifications, a été publiée sous le titre de : *Ein Transpirationsversuch*, dans BERICHTE DER DEUTSCHEN BOTANISCHEN GESELLSCHAFT, Bd IV, 1886.

par l'eau et nous laisserons de côté l'étude des *forces* qui la soulèvent (¹).

Les éléments caractéristiques du bois — vaisseaux et trachéides — sont, comme on le sait, des *squelettes cellulaires;* ils n'ont plus ni protoplasme, ni noyau. Ils sont constitués uniquement par une cavité et une membrane lignifiée, qui est fermée aux deux bouts chez les trachéides, ouverte au contraire chez les vaisseaux proprement dits. Est-ce par les cavités que la sève circule comme le veut Böhm, ou bien s'élève-t-elle par imbibition dans l'épaisseur des membranes lignifiées comme Sachs le prétend ? Pendant longtemps le transport par les cavités des éléments ligneux, généralement admis en France, n'avait guère de partisans en Allemagne. L'opinion de Sachs y était prépondérante et acceptée presque sans discussion.

Mais dans ces dernières années les objections ont surgi tout à coup de divers côtés : après Böhm, — R. Hartig, Elfving, Vesque, Russow, Godlewski et d'autres ont combattu et, selon nous, réfuté la théorie de l'imbibition. Cependant le débat n'est pas clos et il n'est peut-être pas superflu de faire connaître une expérience simple et décisive, de laquelle il résulte que l'eau de transpiration s'élève par les cavités des éléments ligneux et non point à l'intérieur de leurs membranes.

On trancherait la question, si l'on pouvait boucher d'une manière complète tous les vaisseaux d'un rameau, *sans gêner autrement sa transpiration*. En effet, ou bien le rameau se fane : c'est que les cavités sont nécessaires au passage de l'eau ; ou bien il reste frais : c'est que le courant aqueux est monté dans l'épaisseur des membranes. Sachs (²) et Dufour (³) ont essayé de réaliser ces conditions, en pliant des branches à angle très aigu, sans toutefois les détacher

---

(¹) [Voir sur ce dernier point dans *Cours de physiologie moléculaire*, les chapitres consacrés par Léo Errera, à l'ascension de la sève. (Recueil de l'Institut botanique Léo Errera, t. VII, pp. 1 et suiv.)]

(²) *Vorlesungen*, 1882, p. 288.

(³) *Sur l'ascension du courant de transpiration dans les plantes.* (Arch. des sciences phys. et naturelles, 1884, § 6.)

de la plante. Ils espéraient obtenir ainsi une occlusion parfaite des vaisseaux et des cavités cellulaires. Mais cette méthode donne lieu à toutes sortes de critiques (¹).

Reprenant une ancienne expérience d'Unger (1868), Elfving (²) a essayé de suivre une autre marche. Il a coupé des tronçons de diverses tiges, les a injectés de beurre de cacao fondu à 30° et s'est assuré, après la solidification de la matière grasse, qu'ils sont devenus imperméables à l'eau. Avant l'injection, la moindre pression faisait filtrer l'eau à travers les vaisseaux et les trachéides; après, l'eau refuse de passer même sous une pression de plusieurs décimètres de mercure. Elfving en conclut « que l'eau de transpiration monte par les cavités et non par les membranes des éléments ».

On peut faire à cette expérience deux objections principales. La première a été formulée par Dufour : « Ces expériences, dit-il, démontrent simplement que l'eau d'imbibition de l'ensemble du tissu membraneux n'a pas été mise en mouvement par une *pression unilatérale.* Mais elles ne prouvent aucunement que le déplacement de cette eau ne puisse avoir lieu sous l'influence de la *transpiration des feuilles*, puisque cette transpiration enlève du liquide à l'extrémité du réseau membraneux et par suite y détruit continuellement l'équilibre de répartition de l'eau (³) ».

Pour répondre à cette critique, Vesque (⁴) a coupé des feuilles et des rameaux, les a injectés à la base au moyen de beurre de cacao fondu et les a ensuite placés dans l'eau. Les feuilles et les rameaux soumis à cette opération se sont tous fanés et desséchés, tandis que les témoins non injectés sont restés frais et vigoureux.

Il ne s'agit plus ici, comme dans les essais d'Elfving, d'une pression unilatérale, mais bien de la transpiration qui aurait dû, sui-

---

(¹) Russow, *Bot. Centralblatt*, 1883, XIII, p. 99; Scheit, *Bot. Zeit.*, 1884, p. 196; Elfving, *Ueber den Transpirationsstrom*, 1884, p. 21; Vesque, *Ann. sc. nat.*, 1884, t. XIX, p. 193.

(²) *Bot. Zeit.*, 1882, p. 714; traduit dans *Ann. sc. nat.*, 1883, t. XV, p. 22.

(³) *Loc. cit.*, p. 12 du tiré à part.

(⁴) *Comptes rendus*, 15 octobre 1883, p. 871; *Ann. sc. nat.*, 1884, t. XIX, p. 188.

vant les partisans de l'imbibition, permettre aux rameaux injectés d'absorber de l'eau par leur base à mesure qu'ils en perdaient par leurs feuilles et de conserver ainsi leur fraîcheur. Or, les rameaux se sont flétris et il en résulte pour Vesque que l'eau ne s'élève point dans l'épaisseur des parois vasculaires.

Malheureusement, le procédé d'Elfving est exposé à une seconde objection, que Vesque n'a pas évitée. Cette objection porte sur le choix de la matière injectante. Comme l'a fait remarquer Scheit (¹), il se pourrait que le beurre de cacao imprégnât de matière grasse la membrane lignifiée et la rendît, par là, imperméable à l'eau. Scheit lui-même a tourné cette difficulté : il remplace le beurre de cacao dans l'expérience d'Elfving par de la gélatine en fusion (²), colorée au moyen d'éosine. Et il établit que les rameaux injectés de la sorte ne laissent pas non plus traverser l'eau. Seulement il opère sur des tronçons de branches et, comme Elfving, il fait intervenir une pression unilatérale au lieu de laisser agir la transpiration. Au rebours des expériences de Vesque, celles de Scheit écartent donc la seconde des objections que nous venons d'indiquer, mais elles laissent subsister la première.

Afin d'obtenir des résultats indiscutables, il fallait combiner les avantages de ces deux méthodes. C'est ce que j'ai fait pendant l'été de 1884 avant même de connaître les expériences de Vesque, et comme on va le voir, j'ai eu ainsi une réfutation éclatante de la théorie de l'imbibition.

Mon élève et ami Émile Laurent a bien voulu m'aider dans ces expériences et je tiens à lui exprimer ici tous mes remerciements.

(¹) *Bot. Zeit.*, 1884, p. 201.

(²) [L'imprégnation de la membrane est beaucoup moins à craindre par la gélatine que par la matière grasse, puisqu'il s'agit là d'une substance colloïde par excellence. — Du reste, des expériences directes montrent que pour la gélatine l'ascension capillaire diminue lorsque le diamètre du tube capillaire diminue, sans doute à cause du peu de mobilité du liquide gélatineux. — Enfin, dans les expériences de Scheit la gélatine éosinée ne colorait pas la paroi des vaisseaux injectés.]

Voici comment nous avons opéré. Des essais préliminaires nous avaient fait adopter une solution de 20 parties de gélatine dans 100 parties d'eau. Cette masse entre en fusion vers 33° C. et reste ensuite fluide jusqu'à ce que la température soit descendue à 28° environ. On sait que ce sont là des températures absolument inoffensives pour les végétaux. Afin de retrouver sans peine notre gélatine dans les tissus, il restait à la colorer. Comme il nous importait de changer le moins possible aux conditions normales, la matière colorante ne devait avoir aucune action nuisible sur les cellules vivantes du bois. L'éosine était donc exclue. D'abord nous avons employé de l'extrait aqueux de bois de campêche, mais son pouvoir colorant est trop faible. Nous nous sommes alors arrêtés à l'encre de Chine, dont j'ai déjà eu occasion d'établir la parfaite innocuité pour les cellules végétales (¹). Une quantité assez forte de cette substance a été finement délayée dans peu d'eau et ajoutée à notre gélatine.

Nos expériences on été faites sur le *Vitis vulpina* qui possède de larges vaisseaux et convient par conséquent très bien pour ce genre de recherches. Nous avons toujours choisi de belles journées afin que la transpiration des feuilles fût bien active.

Des rameaux de cette plante ont été ployés de façon à ce que la base de la courbure plongeât dans notre gélatine en fusion, qui avait une température de 30 à 33°. Les rameaux ont ensuite été coupés sous la surface de la gélatine. On sait que dans ces conditions la gélatine doit pénétrer à une certaine hauteur dans les vaisseaux, grâce à la faible tension qui y règne (²). C'est ce dont il est facile de s'assurer par des coupes : la gélatine noircie s'élève dans les vaisseaux à 10, 20 centimètres et davantage.

Une fois la section opérée sous la gélatine, on transporte immédiatement les rameaux dans l'eau froide et on enlève à leur extrémité inférieure une lamelle de quelques millimètres d'épaisseur,

---

(¹) *Bull. Soc. belge de microscopie*, 26 juillet 1884 [ou p. 103 du t. II du *Recueil*].

(²) von Höhnel, *Ueber den negativen Druck der Gefässluft.* Inaug. Diss., Wien, 1876.

de façon à mettre en contact avec l'eau une surface nette, où la gélatine solidifiée ne se trouve que dans la cavité des éléments sans en masquer les membranes. Ces opérations sont accomplies en moins d'une minute. Tous les rameaux ainsi injectés de gélatine se fanent en quelques heures, alors que des rameaux témoins coupés sous l'eau ou dans l'air et placés ensuite dans l'eau comme les rameaux injectés, restent parfaitement frais.

Les partisans de l'imbibition diront-ils que le courant de transpiration a été interrompu pendant l'injection de la gélatine et qu'il n'a pu se rétablir normalement ensuite? Mais pour les rameaux coupés dans l'air, il y a aussi une interruption semblable, d'une minute environ, avec cette seule différence que les vaisseaux se remplissent de petites colonnes d'air atmosphérique qui sont mobiles, au lieu d'être bouchés définitivement par de la gélatine solidifiée. Et si les rameaux coupés dans l'air et mis ensuite dans l'eau restent longtemps frais, tandis que les rameaux coupés sous la gélatine et mis ensuite dans l'eau se flétrissent rapidement, c'est donc bien que l'eau de transpiration circule dans la cavité des vaisseaux et que les bouchons de gélatine interceptent sa marche. Du reste une expérience de contrôle vient lever les derniers doutes : si l'on coupe, fût-ce après une demi-heure, toute la partie injectée de gélatine à la base d'un rameau et qu'on le mette ensuite dans l'eau, il conserve sa fraîcheur ([1]).

A titre d'exemple, je donnerai le détail de trois de nos expériences.

I. — Le 23 juillet 1884, nous plaçons dans l'eau :

A. Un rameau de *Vitis vulpina* injecté de gélatine, avec toutes les précautions exposées plus haut :

B. Trois rameaux coupés sous l'eau :

C. Deux rameaux coupés à l'air et placés dans l'eau après une minute.

Le lendemain matin, après seize heures et demie, A est fané, tandis que B et C sont parfaitement frais et le restent pendant six jours. Après ce laps de temps,

---

([1]) [Cette expérience a été refaite plus tard par Böhm (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1890, p. 313), avec cette différence qu'il bouche les vaisseaux avec des particules de terre en suspension dans l'eau, au lieu de prendre la gélatine.]

les rameaux coupés à l'air (C) commencent à perdre un peu de leur turgescence, tandis que ceux qui ont été coupés sous l'eau ont encore toute leur fraîcheur.

II. — Le 23 juillet 1884, un rameau (D) injecté de gélatine est fixé hermétiquement, au moyen d'un bouchon perforé, sur la petite branche d'un tube en U à branches inégales rempli d'eau, tandis que la branche longue demeure ouverte. Le niveau de l'eau dans la branche longue dépasse, au commencement de l'observation, la surface de section du rameau, de 50 centimètres, ce qui correspond à une pression de $^1/_{20}$ d'atmosphère environ. L'abaissement du niveau dans la branche longue (facile à traduire en centimètres cubes, par un simple calcul) représente la quantité totale d'eau évaporée, c'est-à-dire celle qui a été absorbée par le rameau + l'eau perdue par évaporation à la surface libre du liquide. Mais cette dernière quantité est presque négligeable ainsi qu'on le verra au n° III.

E. Un second tube en U, absolument semblable au précédent, porte un autre rameau pareillement injecté de gélatine.

F. Un troisième tube en U semblable porte un rameau non injecté, coupé dans l'air et plongé après une minute dans l'eau.

Chacun des trois rameaux est muni de trois feuilles adultes. Le résultat des observations est consigné dans le tableau suivant; tous les chiffres sont des centimètres cubes.

	D (gélatine).	E (gélatine).	F (air).
État des rameaux après seize heures et demie	Fané.	Fané.	Parfaitem^t frais.
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces seize heures et demie	0.3	0.3	11.7
État des rameaux après les vingt-quatre heures et demie suivantes	Compl. fané.	Compl. fané.	Parfaitem^t frais.
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces vingt-quatre heures et demie	0.5	0.4	13.4
État des rameaux après les trente heures et demie suivantes. .	Compl. fané.	Compl. fané.	Parfaitem^t frais.
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces trente heures et demie	—	0.4	11.0

	D (gélatine).	E (gélatine).	F (air).
État des rameaux après les quarante et une heures et demie suivantes	Compl. fané.	Compl. fané.	Com. à se faner.
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces quarante et une heures et demie.	—	0.6	8.0
État des rameaux après les vingt-huit heures suivantes . . .	Compl. fané.	Compl. fané.	A repris sa fraîc.
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces vingt-huit heures.	—	—	5.5
État des rameaux après les vingt-cinq heures et demie suivantes.	Compl. fané.	Compl. fané.	Recom. à se faner.
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces vingt-cinq heures et demie	—	—	2.5

III. — Le 6 août 1884, nous adaptons sur des tubes en U, absolument comme dans l'expérience II :

G. Un rameau injecté de gélatine, qui porte huit feuilles développées;

H. Un rameau semblable, qui porte neuf feuilles développées;

J. Un rameau injecté de gélatine dont nous enlevons après une demi-heure toute la partie injectée; il porte sept feuilles développées.

Enfin la colonne K indique la quantité d'eau perdue, par évaporation, par un tube de même diamètre que la branche libre des tubes en U. En déduisant ces chiffres de ceux des autres colonnes, on aurait les quantités exactes d'eau absorbée par les rameaux; mais, comme il a été dit, cette correction est de peu d'importance. — Tous les chiffres représentent des centimètres cubes.

Tous ces faits prouvent que l'eau de transpiration s'élève par la cavité des éléments lignifiés. Ainsi s'explique aussi cette remarque importante en sylviculture, que le courant ascensionnel monte, en général, dans chaque couche annuelle, par le bois du printemps à

	G (gélatine).	H (gélatine).	J (gélatine, puis recoupé).	K.
État des rameaux après dix-neuf heures	Compl. fané.	Fané.	Parfait. frais.	
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces dix-neuf heures.	0.6	0.7	11.8	0.05
État des rameaux après les vingt-six heures suivantes.	Compl. fané.	Compl. fané.	Parfait. frais.	
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces vingt-six heures.	0.4	0.75	10.2	0.08
État des rameaux après les vingt-six heures et demie suivantes	Compl. fané.	Compl. fané.	Frais.	
Quantité totale d'eau évaporée pendant ces vingt-six heures et demie	0.3	0.7	5.5	0.08

larges vaisseaux, plutôt que par le bois d'automne à vaisseaux étroits et à membranes ordinairement plus épaisses. La théorie de l'imbibition exigerait, semble-t-il, le contraire.

Bruxelles, Laboratoire d'anatomie et de physiologie
végétales de l'Université.

REMARQUES
SUR LA
TOXICITÉ MOLÉCULAIRE
DE QUELQUES ALCOOLS

A propos des recherches de M. le Dr Vandevelde

PAR

L. ERRERA (1)

I.

M. le Dr Vandevelde, assistant de chimie à l'Université de Gand, vient de publier un travail intéressant sur la toxicité de divers alcools (2), à l'occasion duquel je désire présenter une ou deux remarques.

Après avoir signalé les résultats assez divergents qui ont été obtenus pour la toxicité des alcools chez les animaux, il passe à l'étude de leur action chez les plantes.

On sait qu'à partir d'une certaine concentration, variable d'une espèce de Levure à l'autre, l'alcool arrête la fermentation alcoolique. On possède aussi des données sur l'action antiseptique de l'alcool à l'égard des Bactéries et d'autres microorganismes. L'auteur rappelle ensuite les importantes recherches de Paul et Krönig, de 1896, montrant que, pour les spores de *Bacillus Anthracis*, le sublimé corrosif et le nitrate d'argent sont moins délétères en solution *fortement* alcoolique qu'en solution aqueuse; au contraire, en solution *faiblement* alcoolique, l'action désinfectante est accrue. Cette antithèse est peut-être due, d'après Krönig et Paul, à ce que les solutions alcooliques diluées favorisent la pénétration des sels dans les spores, tandis qu'en même temps l'alcool, surtout lorsqu'il existe en forte proportion, s'oppose à la dissociation des sels, à laquelle ces auteurs attribuent un rôle important dans la désinfection.

---

(1) Cette note a paru dans le *Bulletin* publié par la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, séance du 5 février 1900.

(2) A.-J.-J. VANDEVELDE, *Onderzoekingen over plasmolyse : bepaling van de giftigheid der alcoholen.* (Overgedrukt uit de HANDELINGEN VAN HET DERDE VLAAMSCH NATUUR- EN GENEESKUNDIG CONGRES, gehouden te Antwerpen op 24 September 1899.)

Pour les graines enfin, l'alcool est le plus nuisible quand sa concentration se trouve comprise entre 10 et 80 °/₀ : des solutions plus faibles produisent généralement peu d'effet, et l'alcool absolu devient inoffensif pour beaucoup de graines, parce que, sans doute, il ne pénètre pas à travers leurs téguments.

II.

L'auteur, après cet aperçu historique, reprend la question par une méthode plus simple et plus directe que ses prédécesseurs. Il se sert du phénomène, bien connu en physiologie végétale, de la plasmolyse (¹).

(¹) L'auteur paraît croire qu'il est le premier à étudier les actions toxiques au moyen de la plasmolyse. Il a perdu de vue que déjà de Vries s'est occupé de la mort lente des cellules plasmolysées, par l'addition de poisons (Pringsheim's Jahrb., XVI, 1885, p. 562), et qu'Alfred Fischer a fait quelques déterminations quantitatives dans la même voie (insérées dans Krönig et Paul, *Die chemischen Grundlagen der Lehre von der Giftwirkung und Desinfection*, Zeitschr. f. Hygiene und Infectionskrankheiten, XXV, 1897, p. 104). Ceci n'enlève, du reste, rien à la valeur des recherches de M. Vandevelde, qui ont été entreprises avec une vue nette du but à atteindre et dont l'intérêt est incontestable.

On sait que la semi-perméabilité du protoplasme et, par conséquent, la plasmolyse normale ne durent qu'aussi longtemps que le protoplasme demeure vivant. La mort est bientôt suivie, dans une cellule plasmolysée, de modifications caractéristiques. Ce sera donc chose assez facile de déterminer quelle est la proportion maximum d'une substance toxique que l'on peut ajouter à une solution plasmolysante inoffensive, sans amener rapidement la mort de la cellule : M. Vandevelde appelle une telle solution la *solution critique*. Il me semble toutefois, d'après quelques expériences de contrôle, qu'il n'a pas suffisamment tenu compte de l'influence du temps sur le résultat.

Les cellules dont il a fait usage sont les grandes cellules épidermiques, à suc coloré, des écailles internes de l' « Oignon rouge de Brunswick ». Comme liquides plasmolysants, il a laissé agir, pendant cinq à quinze minutes, des solutions de chlorure de sodium ou de nitrate de potassium, additionnées de quantités variables de certains alcools, distillés avec soin.

Voici les alcools sur lesquels ont porté ces expériences :

Alcools primaires normaux.

Alcool méthylique	$CH_3.OH$.
— éthylique	$CH_3.CH_2.OH$.
— propylique normal	$CH_3.CH_2.CH_2.OH$

Alcool secondaire.

Alcool isopropylique	$CH_3.CH.OH.CH_3$.

Alcools primaires anormaux.

Alcool isobutylique primaire	$(CH_3)_2.CH.CH_2.OH$.
— amylique ordinaire (isobutylcarbinol). .	$(CH_3)_2.CH.CH_2.CH_2.OH$.

Les quatre premiers alcools ont pu être dissous directement dans les solutions aqueuses; les deux derniers, peu solubles dans l'eau, y ont été dissous à la faveur d'une certaine dose d'alcool éthylique à 94 °/o, et le même procédé a été appliqué, à titre de comparaison, aux autres alcools. Constatant, dans ce cas, qu'un mélange de 22.1 vol. °/o d'alcool éthylique et de 0.48 vol. °/o d'alcool amylique, par exemple, équivaut comme toxicité à 28.2 vol. °/o d'alcool éthylique seul, l'auteur en conclut que les 0.48 vol. °/o d'alcool amylique sont équivalents en toxicité (*isotoxiques*, pourrait-on dire) à 28.2 — 22.1 = 6.1 vol. °/o d'alcool éthylique ; ce qui rend possible une comparaison des toxicités de tous les alcools examinés.

Les nombreuses expériences dont il a consigné les résultats numériques dans ses tableaux, lui permettent d'abord d'établir, pour des cellules végétales, la règle déjà aperçue par Richardson (1), clairement formulée par Rabuteau, puis confirmée par Dujardin-Beaumetz et Audigé, par Joffroy et Serveaux, par Picaud et d'autres pour le règne animal (2) : la toxicité des alcools augmente avec le poids moléculaire (3).

---

(1) B.-W. Richardson, *Report on the physiological action of the methyl and allied series.* (British Association, Report for 1869, p. 417. Voir aussi pp. 409, 413.) — L'auteur envisage surtout les substances organiques comme anesthésiques, et il conclut, pour les hydrocarbures, les nitrites et les alcools (méthylique, éthylique, butylique et amylique), que l'effet physiologique s'accentue graduellement à mesure que le poids moléculaire s'élève.

(2) Rabuteau, *Union médicale,* 2 août 1870; *Comptes rendus,* 1875, t. LXXXI, p. 631; *Mémoires de la Société de biologie de Paris,* 1885, pp. 80-81. — Dujardin-Beaumetz et Audigé, *Sur les propriétés toxiques des alcools par fermentation, Comptes rendus,* 1875, t. LXXXI, p. 192; *Recherches expérimentales sur la puissance toxique des alcools,* Paris, 1879. — Joffroy et Serveaux, *Archives de médecine expérimentale,* septembre 1895, p. 569. — Picaud, *Sur la toxicité des alcools, Comptes rendus,* 1897, t. CXXIV, p. 829. — Voir aussi : Dujardin-Beaumetz, *Dictionnaire de thérapeutique,* t. I, 1890, vº « Alcools », p. 96, et Ch. Richet, in *Dictionnaire de physiologie,* t. I, 1895, vº « Alcools (toxicologie générale) ».

(3) Pourvu qu'ils soient solubles (Dujardin-Beaumetz et Audigé).

III.

M. Vandevelde s'est ensuite efforcé, avec raison, de traduire par des chiffres cette gradation de toxicité, et il a pris les moyennes de ses expériences pour chacun des alcools étudiés. Désignant par 100 la proportion (en volumes) d'alcool éthylique que contient la « solution critique » de cette substance, il nomme les proportions (en volumes) des autres alcools qui présentent la même toxicité, leurs « coefficients critiques ».

Je dois dire, en passant, que cette terminologie ne me paraît pas heureuse, puisque les alcools les plus toxiques ont ainsi les « coefficients » les plus faibles. Il vaut beaucoup mieux indiquer la toxicité par des nombres inversement proportionnels aux doses mortelles des divers alcools, comme l'auteur l'a, du reste, fait dans un autre passage de son mémoire (*loc. cit.*, p. 22).

En outre, les résultats expérimentaux d'où l'auteur a déduit ses « coefficients » offrent parfois de si grands écarts (du simple au double, au quadruple et même au delà !), qu'il peut sembler hasardeux d'en tirer des moyennes. On ne saurait, en tout cas, tenir celles-ci que pour approximatives, et c'est sous cette réserve expresse que nous en parlons.

Mais où le procédé des moyennes devient tout à fait illusoire, c'est quand l'auteur mêle ensemble (p. 23) les résultats fournis par les alcools dissous isolément dans l'eau et ceux qu'il a obtenus en les dissolvant, au préalable, dans une certaine quantité d'alcool éthylique, ainsi qu'il a été expliqué plus haut. Il a reconnu lui-même qu'ici l'effet toxique des alcools est à peu près *doublé :* dès lors, que signifie une moyenne entre des données si disparates?

Nous aurons soin, dans ce qui va suivre, de ne pas confondre la toxicité de ce que nous appellerons les *alcools isolés* avec celle des *alcools mélangés*. Ajoutons, pour l'intelligence du tableau ci-dessous, dont les éléments sont empruntés à M. Vandevelde, que celui-ci a fait une première série de déterminations en avril, au moyen d'Oignons récoltés l'année précédente, et une seconde série en août sur des oignons de l'année même.

Je n'ai pas cru nécessaire de refaire tous les calculs de l'auteur, bien que je doive déclarer qu'un examen rapide m'y a fait découvrir plusieurs lapsus (1) : je me suis contenté de recalculer les valeurs des toxicités relatives.

Voici, du reste, les éléments de ce calcul très simple :

Alcools isolés.

Les solutions « critiques » contenaient en moyenne :

	Série d'avril.	Série d'août.
Alcool méthylique	40 vol. %	36.33 vol. %
— éthylique	28.2 »	24.75 »
— propylique normal . .	—	11 »
— isopropylique	21 »	16 »

Alcools mélangés.

Les quantités suivantes (en volumes) sont isotoxiques avec la quantité « critique » d'alcool éthylique représentée arbitrairement par 100 :

	Série d'avril.	Série d'août.	
Alcool méthylique	121.9	$\frac{143.6 + 167.6 + 163.3}{3}$	= 158.2
— éthylique.	100		100
— propylique normal . .	—	$\frac{21 + 21.5 + 26.6}{3}$	= 23.0
— isopropylique	33.2	$\frac{34 + 36.5 + 40.8}{3}$	= 37.1
— isobutylique primaire .	15.6	$\frac{19.4 + 22.7 + 21.9}{3}$	= 21.3
— amylique ordinaire . .	8.25	$\frac{11.4 + 13.1 + 12.3}{3}$	= 12.3

---

(1) Ainsi, page 17, la moyenne pour l'alcool méthylique doit être 121.9 (au lieu de 121.8); celle pour l'alcool isopropylique, 33.2 (au lieu de 33.0); le dernier chiffre relatif à l'alcool isobutylique doit être 24.5 (au lieu de 21.6), mais ceci peut d'autant mieux être attribué à une simple faute d'impression que la moyenne 15.6 est exacte; le premier chiffre pour l'alcool amylique doit être 7.87 (au lieu de 7.5), de sorte que la moyenne devient 8.25 (au lieu de 8.1).

Tableau I.

Toxicités relatives, à volume égal (à l'égard des cellules de l'Oignon), rapportées à la toxicité de l'alcool méthylique = 1.

NOM DE LA SUBSTANCE.	ALCOOLS ISOLÉS.			ALCOOLS MÉLANGÉS.		
	Série d'avril.	Série d'août.	Moyenne.	Série d'avril	Série d'août.	Moyenne.
Alcool méthylique	1	1	**1**	1	1	**1**
— éthylique	1.42	1.47	**1.44**	1.22	1.58	**1.40**
— propylique normal	—	3.30	**3.30**	—	6.88	**6.88**
— isopropylique	1.90	2.27	**2.08**	3.67	4.26	**3.96**
— isobutylique primaire	—	—	—	7.81	7.43	**7.62**
— amylique ordinaire	—	—	—	14.77	12.86	**13.81**

IV.

M. Vandevelde n'a pas poussé plus loin la comparaison des toxicités. Dans l'état actuel de nos connaissances en physicochimie, il semble cependant naturel de faire un pas de plus et d'envisager l'action, non point d'*un même volume* des alcools considérés (ce qui n'a aucune signification théorique), mais bien d'*un même nombre de molécules*. En un mot, IL CONVIENT DE RAPPORTER TOUTES LES COMPARAISONS PHYSIOLOGIQUES A DES QUANTITÉS ÉQUIMOLÉCULAIRES ; ce qui revient, dans la question qui nous occupe, à substituer à la notion vague de la toxicité, celle de la toxicité d'une mole (1) ou *toxicité*

---

(1) On peut traduire ainsi l'expression « Mol », par laquelle Ostwald, Nernst et d'autres désignent le nombre de grammes d'une substance égal à son poids moléculaire.

moléculaire, comme Ch. Richet l'avait déjà fait en 1895 et comme Krönig et Paul l'ont réclamé avec insistance (1).

Pour obtenir la toxicité moléculaire, il faudra multiplier la toxicité de l'unité de poids par le poids moléculaire de la substance. Nous devrions donc ramener d'abord à des *poids* égaux, les nombres du tableau I qui se rapportent à des *volumes* égaux. Mais, en première approximation, nous pouvons négliger les différences des densités de ces alcools, différences assez faibles ainsi qu'on va le voir, et nous pouvons aussi ne pas tenir compte des changements de volume qui se produisent lors de la dissolution des alcools dans l'eau. Il suffira donc de multiplier les moyennes du tableau I par le poids moléculaire correspondant (tabl. II) : on aura ainsi les toxicités moléculaires approximatives (tabl. III).

Tableau II.

Poids moléculaires, densités et points d'ébullition des alcools considérés.

NOM DE LA SUBSTANCE.	POIDS moléculaire (en nombres ronds).	DENSITÉ vers 15° C. (2).	POINT d'ébullition (2).
Alcool méthylique.	32	0.7984	64°.8
— éthylique	46	0.7937	78°.4
— propylique normal . . .	60	0.8066	97°.1
— isopropylique	60	0.7876	81°.3
— isobutylique primaire . .	74	0.8003	106°.6
— amylique ordinaire . . .	88	0.8113	131°.6

---

(1) Ch. Richet, *Dictionnaire de physiologie*, t. I, 1895, v° « Alcools (toxicologie générale) ». — Krönig et Paul, *Die chemischen Grundlagen, etc.* (Zeitschrift für Hygiene, 1897, p. 110). Voir aussi Kahlenberg et True, 1895, qu'ils citent à la page 103, note; ainsi que : Overton, *Ueber die allgemeinen osmotischen*

Tableau III.

Toxicités moléculaires approximatives (*à l'égard des cellules de l'Oignon*).

NOM DE LA SUBSTANCE.	ALCOOLS ISOLÉS.		ALCOOLS MÉLANGÉS.	
	Toxicités moléculaires.	les mêmes rapportées à celle de l'alcool méthylique = 1.	Toxicités moléculaires.	les mêmes rapportées à celle de l'alcool méthylique = 1.
Alcool méthylique . . .	1 × 32 = 32	**1**	1×32 = 32	**1**
— éthylique	1.44 × 46 = 66.24	**2.07**	1.40×46 = 64.4	**2.01**
— propylique normal .	3.30 × 60 = 198	**6.19**	6.88×60 = 412.8	**12.90**
— isopropylique. . .	2.08 × 60 = 124.8	**3.90**	3.96×60 = 237.6	**7.41**
— isobutylique primaire	—	—	7.62×74 = 563.88	**17.62**
— amylique ordinaire .	—	—	13.81×88 = 1215.28	**37.98**

Eigenschaften der Zelle (Vierteljahrsschrift der naturforschenden Gesellschaft in Zürich, avril 1899, p. 125).

[*N. B.* — Il est préférable d'exprimer les toxicités moléculaires par la valeur en litres de la solution contenant une mole de la substance toxique à la dilution la plus faible qui soit encore toxique. C'est ce qu'a fait, par exemple, True : ainsi, il a trouvé la limite mortelle de HCl pour les racines primaires de *Lupinus albus* à 1 mole en 6,400 litres; il dit donc que sa toxicité, ou plutôt celle du cation $\overset{+}{H}$ provenant de 1 mole de HCl complètement dissocié, — c'est-à-dire donc un atome-gramme $\overset{+}{H}$ — = 6,400.]

(2) de la page précédente). D'après Beilstein, *Handbuch*, 3e édit, vol. I, 1893.

V.

On voit avec quelle rapidité surprenante la toxicité moléculaire (à l'égard des cellules épidermiques de l'Oignon) s'élève dans la série des alcools et combien, en outre, l'alcool propylique primaire l'emporte sur l'alcool propylique secondaire, — bien entendu en tenant pour exacts les chiffres de M. Vandevelde, auquel revient le mérite, mais aussi la responsabilité de ces observations. Il y a là, semble-t-il, une constante assez facile à déterminer approximativement, et très propre à caractériser de telles substances.

Si l'on rapproche la toxicité moléculaire de ces alcools de leur formule de constitution, on remarque tout de suite que ce n'est point une propriété *additive*, c'est-à-dire que l'addition d'un même radical chimique n'amène nullement un même accroissement de la toxicité. Ainsi l'alcool éthylique renferme un CH_2 de plus que l'alcool méthylique ; et il en est de même pour l'alcool amylique ordinaire ou alcool isoamylique primaire comparé à l'alcool isobutylique primaire : or, les toxicités des deux premiers ne diffèrent que d'une unité environ, tandis que celles des deux derniers diffèrent au moins dix fois davantage. Le pouvoir toxique rentre donc dans la catégorie des propriétés *constitutives*. Mais, chose curieuse, dans les deux cas, la toxicité moléculaire de l'alcool qui possède CH_2 en plus, est approximativement double de celle de son homologue inférieur.

Et quand on y regarde de plus près, on s'aperçoit que l'on obtient des nombres qui offrent du moins une concordance générale avec les toxicités moléculaires indiquées tantôt, *en attribuant à chaque radical carboné de l'alcool (pourvu que celui-ci soit soluble) une valeur toxique déterminée et d'autant plus grande qu'il a un plus grand nombre de ses valences qui ne soient point saturées par de l'hydrogène, puis en multipliant les uns par les autres ces sortes de coefficients pour tous les carbones d'une même molécule.* On voit par quelques tâtonnements que les coefficients les plus convenables sont dans le cas actuel :

$$CH_3 = 1 ; \quad CH_2 = 2.25 ; \quad CH = 3.75.$$

Tableau IV.

Toxicités moléculaires (à l'égard des cellules de l'Oignon) : comparaison du calcul avec l'observation.

NOM DE LA SUBSTANCE.	FORMULE.	ALCOOLS ISOLÉS.		ALCOOLS MÉLANGÉS.	
		Calcul.	Observation	Calcul.	Observation.
Alcool méthylique	$CH_3.OH.$	1	1	?	1
— éthylique	$CH_3.CH_2.OH.$	1 × 2.25 = 2.25	2.07	?	2.01
— propylique normal. .	$CH_3.CH_2.CH_2.OH.$	1 × 2.25 × 2.25 = 5.06	6.19	5.06×2=10.12	12.90
— isopropylique . . .	$CH_3.CH(OH).CH_3.$	1 × 3.75 × 1 = 3.75	3.90	3.75×2= 7.5	7.41
— isobutylique primaire.	$(CH_3)_2.CH.CH_2.OH.$	1 × 3.75 × 2.25 = 8.44	—	8.44×2=16.88	17.62
— amylique ordinaire .	$(CH_3)_2CH.CH_2.CH_2.OH.$	1×3.75×2.25×2.25=18.99	—	18.99×2=37.98	37.98

Comme M. Vandevelde a remarqué d'autre part qu'à l'exception de l'alcool méthylique (exception que je ne m'explique pas) les valeurs pour les « alcools mélangés » avec l'alcool éthylique sont sensiblement doubles de celles pour les « alcools isolés », il semble permis d'essayer ici l'application de la même règle empirique, mais en multipliant le résultat par 2, — ce qui est, du reste, la toxicité moléculaire de l'alcool éthylique. On obtient ainsi le tableau IV.

Ces coïncidences ont-elles une signification ou sont-elles fortuites? Avons-nous réellement affaire ici à une propriété en quelque sorte *multiplicative*, très différente des propriétés additives, et plutôt comparable à la cohésion moléculaire d'après Traube (¹), ou au pouvoir rotatoire, tel que Ph.-A. Guye l'envisage (²)? Retrouvera-t-on quelque chose d'analogue chez d'autres substances organiques toxiques? Ce sont là des questions qu'il faut, pour le moment, se contenter de poser.

VI.

Chez les animaux, l'empoisonnement alcoolique doit donner, pour une foule de raisons, des résultats beaucoup plus complexes que chez les cellules végétales (³). Divers expérimentateurs ont, néanmoins, obtenu pour le règne animal des nombres qui sont à peu près de même ordre que ceux de M. Vandevelde (tels Dujardin-Beaumetz et Audigé, Picaud, etc.). D'autres ont constaté une progression de toxicité bien plus rapide encore : c'est le cas pour Joffroy et Serveaux (⁴), qui ont substitué à l'ingestion stomacale ou

---

(¹) J. Traube, *Ueber die Capillaritätsconstanten organischer Stoffe in wässerigen Lösungen.* (Liebig's Annalen, 1891, t. CCLXV, p. 45.)

(²) Guye, *Comptes rendus*, 1890, t. CX; — Ostwald, *Lehrbuch*, 2ᵉ éd., t. I, 1891, p. 494.

(³) Cf. Overton, *loc. cit.*, pp. 124 et 127.

(⁴) Joffroy et Serveaux, *Nouveau procédé de mensuration de la toxicité des liquides par la méthode des injections intraveineuses.* (Archives de médecine expérimentale, sept. 1895, p. 569.) — Les chiffres de ces auteurs sont reproduits dans l'excellent article de Duclaux, *La question de l'alcool* (Annales Pasteur, 1896, p. 361), mais avec un lapsus pour le furfurol.

TABLEAU V.

Toxicités moléculaires déduites des injections intraveineuses de Joffroy et Serveaux, chez le Lapin.

NOM DE LA SUBSTANCE.	DOSE toxique (en grammes) par kilogramme de Lapin.	TOXICITÉ relative à poids égal (celle de l'alcool méthylique = 1).	Poids moléculaire.	TOXICITÉ relative × poids moléculaire.	TOXICITÉ moléculaire observée (celle de l'alcool méthylique = 1).	TOXICITÉ MOLÉCULAIRE calculée.
Alcool méthylique. . . .	25.25	1	32	32	1	1
— éthylique	11.70	2.16	46	99.4	3.1	1 × 2.9 = 2.9
— propylique. . . .	3.40	7.43	60	445.8	13.9	1 × 2.9 × 2.9 = 8.4
— isobutylique . . .	1.45	17.41	74	1288.3	40.3	1 × 2.9 × 13 = 37.7
— amylique	0.63	40.08	88	3527.0	110.2	1 × 2.9 × 2.9 × 13 = 109.3
Aldéhyde éthylique (C_2H_4O).	1.14	22.15	44	974.6	30.5	
Acétone (C_3H_6O)	5.27	4.79	58	277.8	8.7	
Furfurol ($C_5H_4O_2$). . . .	0.24	105.21	96	10100.2	315.6	

à l'injection sous-cutanée l'injection intraveineuse de divers alcools chez le Lapin, et d'après les données desquels j'ai calculé les toxicités moléculaires du tableau V. Ici encore on constate que l'addition, dans un alcool, d'un même radical carboné, *multiplie* la toxicité dans un rapport assez constant, savoir : pour $CH^3 = 1$; $CH^2 = 2.9$; $CH = 13$, environ; c'est ce qu'indique la dernière colonne.

Disons enfin que les rares indications que l'on possède sur le degré de toxicité du triméthylcarbinol et des alcools non saturés (alcool vinylique, alcool allylique) cadrent également assez bien avec l'allure d'une propriété « multiplicative ».

SUR

LA

VARIATION DU POINT DE COAGULATION

DES ALBUMINOÏDES

AVEC DÉMONSTRATIONS EXPÉRIMENTALES

PAR

G. CLAUTRIAU (¹)

Un grand nombre de sels modifient la température de coagulation des matières albuminoïdes (²), et parmi ceux-ci, le nitrate d'urée et le sulfate ferreux ont une action particulièrement intéressante.

Les expériences ont porté sur le blanc d'œuf filtré, dilué dans neuf fois son volume d'eau distillée. Ce liquide se coagule vers 60° ; mais si l'on ajoute au liquide albumineux une quantité très faible de nitrate d'urée, un dix-millième environ, on constate un léger retard dans la température de coagulation. Une dose un peu plus élevée l'abaisse au contraire et elle ne se produit que vers 55° pour une quantité de $\frac{10}{10,000}$ de sel. En augmentant alors la proportion du nitrate d'urée, la température se relève de nouveau, très rapidement cette fois, et pour $\frac{20}{10,000}$ la coagulation se produit à 74°, pour $\frac{25}{10,000}$ à 90° et pour $\frac{30}{10,000}$, elle n'a plus lieu. Le liquide à $\frac{30}{10,000}$ de sel, chauffé à 100°, est légèrement opalescent, mais n'est

---

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société belge de microscopie*, t. XVIII, p. 157, 1892.

(²) VARENNE, *Bulletin de la Société chimique de Paris* t. XLV, p. 427.

plus coagulable. La quantité de nitrate d'urée continuant à croître, le liquide devient moins opalescent et entre $\frac{40}{10,000}$ et $\frac{50}{10,000}$ il reste presque incolore à l'ébullition. Une concentration plus forte fait reparaître l'opalescence, qui devient très nette quand le liquide renferme $\frac{70}{10,000}$, mais sans qu'il se produise encore de coagulation. A la dose de $\frac{80}{10,000}$ le liquide à l'ébullition finit par donner une *gelée* opalescente.

Dès que l'on dépasse cette dernière quantité, la température de coagulation diminue rapidement : pour $\frac{100}{10,000}$ il se forme une gelée à 85° et à 65° pour $\frac{120}{10,000}$. Avec $\frac{130}{10,000}$ la coagulation se produit à 59°; à 49°, avec $\frac{150}{10,000}$; à 41°, avec $\frac{200}{10,000}$; à 34°, avec $\frac{250}{10,000}$, et à partir de $\frac{300}{10,000}$, elle a lieu immédiatement à la température ordinaire.

En résumé, en variant dans le liquide albumineux la proportion de nitrate d'urée, on peut à volonté empêcher la coagulation, ou l'obtenir à toute température.

Le sulfate ferreux, de son côté, présente la curieuse propriété d'empêcher toute coagulation du liquide albumineux, lorsqu'il se trouve en quantité presque infinitésimale dans celui-ci. Il suffit d'ajouter à une solution aqueuse de blanc d'œuf à 2 °/₀, *un millionième* de sulfate ferreux pour que le liquide ne se coagule plus, même à une ébullition prolongée. A la dose du dix-millionième la coagulation reparaît, de même qu'elle se produit également à la dose du dix-millième.

Si l'on emploie le liquide albumineux à 10 °/₀ de blanc d'œuf, la quantité de sulfate ferreux doit être légèrement augmentée.

Au point de vue physiologique et chimique, cette action des sels sur les matières albuminoïdes présente un très grand intérêt.

De plus, au point de vue de la bactériologie, elle permet de préparer des bouillons de culture albumineux facilement stérilisables, et M. Marchal s'occupe en ce moment, à l'Institut botanique, de la culture de divers microbes dans ces nouveaux liquides.

ÉTUDES

SUR

L'ATTACHE DES CLOISONS CELLULAIRES

PAR

É. DE WILDEMAN (¹)

La structure si complexe des organismes végétaux et animaux ne paraît point, à première vue, soumise à des lois géométriques. Les cellules qui composent un tissu sont, pour un observateur superficiel, groupées irrégulièrement; les cloisons qui prennent naissance dans leur intérieur et les subdivisent semblent disposées sans ordre.

Cependant quelques auteurs, qui ont étudié avec soin le groupement des cellules dans les tissus jeunes des plantes, là où un grand nombre de divisions se succèdent rapidement, ont constaté que cette disposition sans ordre n'est qu'une apparence, et qu'en vérité l'agencement des cellules jeunes dans un tissu quelconque est réglé par certaines lois.

Un des auteurs qui ont attiré les premiers l'attention sur la façon dont s'orientent les cloisons est Hofmeister. Sans cependant en tirer de grandes conséquences, il a fait remarquer que dans les divisions d'organes cylindriques, la bipartition d'une cellule a toujours lieu par la formation d'une cloison perpendiculaire à l'axe. Dans la formation des rameaux, la cloison qui apparaît est oblique par rap-

---

(¹) Ce travail a paru dans le tome LIII des *Mémoires couronnés et Mémoires des savants étrangers*, publiés par l'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, 1893.

port à l'axe du filament principal, perpendiculaire à celui du rameau naissant. Il dit d'ailleurs : « Die theilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorangegangenen Wachsthums der Zelle (1) ».

L'auteur reprend la même assertion dans son *Lehre von der Pflanzenzelle* (2), tout en omettant le mot « ausnahmslos ».

Mais on comprend qu'une cloison, quoique perpendiculaire à l'axe d'une cellule ou d'un filament, puisse s'attacher aux parois externes sous des angles très différents; il suffit pour cela de comparer des cellules rectangulaires avec des cellules pyramidales ou polyédriques.

Sachs, dix ans plus tard, a réétudié ces questions d'attache des cloisons; et de ses observations il a déduit le « principe de la section rectangulaire (3) ».

Lui d'abord, Schwendener (4) ensuite ont le plus contribué à faire admettre cette idée que dans tous les tissus, quelque complexes qu'ils soient, les cloisons cellulaires se coupent, lors de leur formation, sous des angles droits.

Sachs a ainsi ramené la direction des cloisons des tissus végétaux à des systèmes de trajectoires orthogonales. Il distingue les cloisons périclines, qui présentent des courbures analogues à celles de la périphérie de l'organe considéré ; les anticlines, qui coupent ce premier système de courbes rectangulairement et sont perpendiculaires à la surface externe, et enfin les radiales, qui passent par l'axe pour aboutir à la périphérie. Toutes ces lignes forment en leurs points d'intersection des angles de 90°.

---

(1) *Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen.* (Pringsh. Jahrbüch. f. wissenschaftl. Bot., t. III, 1863, p. 272.)

(2) Hofmeister. *Handbuch der physiologischen Botanik*, Bd I, Leipzig, 1867 : *Lehre von der Pflanzenzelle*, p. 129.

(3) *Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.* (Verhandl. d. phys.-med. Gesellsch. Würzburg, n. F., XI, 1877.)

(4) *Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven.* (Monatsbericht d. königl. Ak. d. Wissensch. Berlin, 1880.) — Schwendener (*Ueber den Bau und das Wachsthum des Flechtenthallus* in Naturforsch. Gesellschaft, Zürich, Febr. 1860) a été le premier à appliquer au règne végétal la notion des trajectoires orthogonales; il l'emploie pour expliquer son deuxième type de croissance du thalle des Lichens.

Dans un travail plus étendu, publié par Sachs dans les *Arbeiten des Botanischen Instituts* de Wurzbourg (¹), l'auteur fait très bien remarquer que les idées émises par Hofmeister ne cadrent même pas avec les figures publiées par ce dernier dans son *Lehre von der Pflanzenzelle*.

Reinke, dans son *Lehrbuch der Botanik* (²), consacre plusieurs paragraphes à l'étude de l'attache des cloisons, mais ne paraît pas admettre, comme le fait Sachs, une cause intime, qui siégerait dans le protoplasme. Reinke ne voit point dans la section rectangulaire des membranes, si répandue parmi les organismes, une suite nécessaire de la croissance, et il cite à l'appui de cette idée plusieurs attaches sous un angle aigu, dont nous aurons d'ailleurs à reparler plus loin.

Dans un travail publié en 1881 (³), Kienitz-Gerloff a essayé de combattre les idées de Sachs, et de ramener la position des cloisons à la règle proposée par Hofmeister, à savoir que les membranes nouvelles se forment toujours perpendiculairement à l'axe de la plus forte croissance de la cellule. Cela n'est pas toujours synonyme du principe de Sachs, comme je l'ai déjà rappelé plus haut; et l'on ne comprend nullement, par les seules idées de Hofmeister, la raison des courbures que présentent si souvent les cloisons cellulaires. Dans certains cas cités par Kienitz-Gerloff lui-même, dans le *Dictyota*, par exemple, on ne saisit pas pourquoi la membrane se courbe en verre de montre, alors qu'elle aurait une bien plus petite surface et qu'elle répondrait encore à la règle de Hofmeister si elle était plane.

(¹) *Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen.* (Arb. Bot. Inst. Würzburg, Bd II, 1882, p. 46.)

(²) *Lehrbuch der allgemeinen Botanik.* Berlin, 1880, p. 519.

(³) *Ueber Wachsthum und Zelltheilung und die Entwickelung der Embryos von Isoëtes lacustris.* (Bot. Zeit., 1881, pp. 761 et suiv.)

Quant aux exceptions que Kienitz-Gerloff avait essayé de faire valoir, dans un travail antérieur (1), contre le principe de la section rectangulaire, il y aurait tout lieu d'examiner plutôt, comme le dit déjà Sachs, si elles ne rentrent pas dans les règles générales (2).

Leitgeb, tout en admettant la théorie de Sachs, a fait connaître, dans ses *Untersuchungen über die Lebermoose*, quelques cas de cloisons dont les attaches ne paraissent pas se faire suivant le principe de la section rectangulaire (3). Il cite surtout les cloisons des cellules qui doivent former les élatères et les cellules mères de spores. Les figures des planches I et V du deuxième fascicule montrent, en effet, quelques-unes de ces cloisons. Dans la planche V, en particulier, les figures 9, 10, 11, qui représentent des coupes de sporanges du *Lepidozia reptans*, montrent des cloisons incontestablement obliques. Dans le *Fossombronia*, la séparation de cellules terminales dans le but de former des ramifications se ferait aussi au moyen de cloisons fortement obliques, comme le montrent les figures de la planche VIII du troisième fascicule (4).

Je n'ai pas eu l'occasion de vérifier les assertions de Leitgeb et de voir si, dans ces cas, nous n'avons pas affaire à des cloisons analogues à celles que l'on a signalées dans bien des Algues, dans le *Taonia atomaria*, par exemple.

Les cloisons obliques des tissus d'*Hépatiques* et de *Mousses*, de même que celles qu'on voit dans les sporanges de quelques *Fougères*, et en particulier dans les sporanges du groupe des *Polypodiacées*, doivent donc être réétudiées à ce point de vue.

Il ne faut pas considérer la disposition en trajectoires orthogonales comme une conséquence inévitable du principe de Sachs; ainsi que le remarque Errera (5), cet aspect des groupements cellulaires n'est qu'un cas-limite d'autant mieux réalisé que les cellules sont plus petites. Mais l'attache de la cloison ne s'en fait pas moins à angle droit, pourvu que la multiplication cellulaire ait lieu par bipartition, c'est-à-dire que la membrane nouvelle vienne s'attacher sur une cloison plus ancienne.

---

(1) *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Laubmoos-Kapsel und die Embryo-Entwickelung einiger Polypodiaceen.* (Bot. Zeit., 1878, p. 58.)

(2) *Ueber Zellenanordnung und Wachsthum.* (Arb. Bot. Inst. Würzburg, Bd II, p. 196.)

(3) *Untersuchungen über die Lebermoose,* Heft II. Graz, 1881, p. 4, note.

(4) *Loc. cit.*, Heft III, pl. VIII, fig. 4^a et 4^b.

(5) *L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux.* Bruxelles, 1882, p. 80, proposition IX ou p. 70 du tome I du *Recueil.*

Pour les végétaux, du moins pour ceux chez lesquels la division cellulaire se fait par l'intermédiaire d'un corps lenticulaire formateur de la plaque cellulosique ou phragmoplaste (1), la forme de celui-ci est fort probablement en rapport avec le mode d'attache à angle droit. La forme d'ellipsoïde de révolution, affectée par le phragmoplaste, doit favoriser grandement l'attache rectangulaire de la membrane qui prend naissance en son équateur (2).

Des recherches entreprises récemment, et encore peu nombreuses, ont également fait voir que le principe de la section rectangulaire et la disposition des membranes en anticlines, périclines et radiales, se retrouvent dans beaucoup de tissus animaux.

Rauber (3) a le premier attiré l'attention sur ces faits, dans un petit opuscule où nous voyons la structure histologique des animaux comparée à celle des plantes. Dans un travail plus complet (4), il démontre l'analogie qui existe, sous ce rapport, entre les tissus embryonnaires des animaux et les tissus végétaux.

Tout récemment et sans connaître les travaux de Rauber, Sachs (5) a émis des vues analogues, et a attiré l'attention sur les conséquences que pourrait fournir une telle étude chez les animaux.

Les gastrulas de l'*Amphioxus* présentent très nettement les trois systèmes de lignes se coupant sous des angles de 90°. Certains tissus animaux paraissent cependant présenter des exceptions, mais l'attention n'a pas été portée suffisamment sur ce point. De nouvelles recherches sont à faire dans cette voie.

---

(1) Errera, *Tagebl. Naturforsch. Versamml.* Wiesbaden, 1887; reprod. dans *Biol. Centralbl.*, février 1888, et plus haut, p. 169.

(2) Errera, *L'épiplasme*, etc., p. 80, proposition VIII; voir ce travail plus haut, p. 70.

(3) *Thier und Pflanze. Akad. Programm.* Leipzig, 1881.

(4) *Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle.* (Morph. Jahrbuch, Bd VII, 1882, pp. 279 et 334.)

(5) *Physiologische Notizen.* II. *Beiträge zur Zellentheorie.* (b) *Die rechtwinklige Schneidung der Zelltheilungsflächen und ihre Beziehung zur Organbildung bei Thieren.* (Flora. Marburg, 1892, p. 63.)

Plusieurs tissus végétaux montrent néanmoins des groupements tout à fait spéciaux et qui ne s'accordent nullement avec le principe de la section rectangulaire. Dans les albumens, par exemple, les angles que forment les cloisons entre elles sont beaucoup plus grands que l'angle droit.

Il en est de même lorsque, par division simultanée, une cellule en forme quatre : il se produit six cloisons qui se coupent entre elles sous des angles égaux, tout en s'attachant rectangulairement sur la paroi externe, comme Sachs l'a déjà fait remarquer (¹). Ces angles au centre doivent avoir théoriquement 120°, et l'observation prouve que dans les tissus leur valeur est voisine de celle que l'on obtient par le calcul. La fragmentation du protoplasme, sans formation de cloisons, se fait aussi souvent sous des angles de 120° : on peut très bien l'observer dans les zoosporanges, et en particulier dans ceux des *Saprolégniées*, comme cela a déjà été figuré souvent.

Il fallait donc chercher si une notion plus générale que celle de Sachs ne pouvait s'appliquer à la structure du squelette cellulaire, englobant en même temps la loi de l'attache rectangulaire et celle de l'attache sous un angle plus considérable.

Berthold, par son grand travail sur le protoplasme (²), a fait faire un pas de plus dans la connaissance de l'agencement des cloisons cellulaires. Il a essayé de grouper les faits observés et de les subordonner à une règle unique : les membranes formeraient toujours une surface minimum (*minimæ areæ*). Il n'a point cependant donné une explication mécanique de cette particularité remarquable, comme Klebs l'a déjà fait ressortir avec raison (³).

(¹) *Ueber d. Anordn. d. Zellen*, loc. cit., p. 7, et *Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie*. Leipzig, 1882, p. 526, fig. 268.

(²) *Studien über Protoplasmamechanik*. Leipzig, 1886.

(³) Cf. Klebs, *Biol. Centralbl.*, 1887, p. 201.

L'analogie qu'il indique avec les lames liquides, n'implique nullement pour lui une identité de causes (¹).

Errera (²), dont le travail a paru en même temps que celui de Berthold, a été le premier à rattacher directement à la physique moléculaire les formes que présentent les cellules en général. La membrane, au moment de sa naissance, doit être envisagée, d'après lui, comme une lame mince et plastique dont les éléments présentent les uns par rapport aux autres une mobilité comparable à celle des particules liquides, et le milieu protoplasmique ambiant étant demi-liquide et de même densité qu'elle, le poids de la cloison se trouve éliminé en vertu du principe d'Archimède. La membrane doit donc être soumise aux mêmes lois que celles qui régissent les conditions de stabilité des lames liquides sans pesanteur (eau de savon par exemple), si bien étudiées par Plateau (³).

En 1887, au Congrès des naturalistes de Wiesbaden, Errera a développé ses idées sur la formation, la direction des cloisons et le complet parallélisme que l'on doit établir entre les lamelles d'eau de savon et les lames naissantes de cellulose, du moment où l'on a compris que celles-ci sont comme celles-là le siège d'une tension superficielle (⁴).

Nous pouvons donc déduire avec Errera qu'*une membrane cellulaire, au moment de sa genèse, tend à prendre la forme que prendrait dans les mêmes conditions une lame liquide sans pesanteur.*

Or, une lame liquide homogène et sans pesanteur n'est en équilibre, comme l'ont démontré les physiciens, que si elle constitue une surface à courbure moyenne nulle ou constante; nous devrons donc retrouver une telle surface dans toute membrane homogène au moment où elle se forme.

(¹) Berthold, *loc. cit.*, p. 220.

(²) *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes.* (Bull. Soc. belge de microscopie, t XIII, p. 12. Octobre 1886); voir ce travail plus haut, p. 166.

(³) *Statique expérimentale et théorique des liquides soumis aux seules forces moléculaires*, 2 vol. Gand et Leipzig, 1873.

(⁴) *Ueber Zellenformen und Seifenblasen.* (Tageblatt der Versamml. deutsch. Naturforsch. u. Aerzte zu Wiesbaden, 1887, reprod. dans Biol. Centralbl., 1887-1888, p. 728, et plus haut, p. 169.)

Quand les membranes, sous l'influence de leur tension, se sont façonnées en surfaces à courbure moyenne constante ou nulle, elles représentent des surfaces minima. Mais il s'agit ici de minimum relatif et non de minimum absolu : c'est ce qu'a très bien indiqué Plateau (¹). Il n'est donc pas indispensable, comme l'admet Berthold, que dans les cellules toute membrane nouvelle occupe toujours, de toutes les positions possibles, celle qui donne la surface la plus petite.

Ce serait pour satisfaire à cette exigence d'un minimum absolu que, suivant Berthold, les cellules du cambium et celles du bord de certains thalles ne pourraient se diviser longitudinalement; quand la longueur a acquis un certain nombre de fois la largeur, il faut qu'il se produise, d'après lui, une cloison transverse (²).

Dans un cristallisoir plus large que haut, produisons une lame d'eau de savon transversale, c'est-à-dire parallèle au fond du vase, et recouvrons le cristallisoir d'une plaque de verre qui le ferme hermétiquement; faisons glisser ensuite cette cloison jusqu'à ce qu'elle soit devenue verticale et radicale. Sa surface se trouve ainsi diminuée notablement, comme le montre le croquis ci-dessous et comme on peut le déterminer par le calcul. De cette position, on peut assez facilement, par des mouvements lents et appropriés,

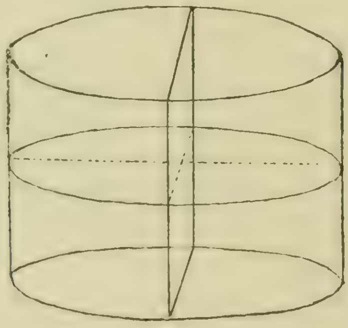


Fig. 1.

(¹) Plateau, *loc. cit.*, t. II, p. 297.

(²) Berthold, *loc. cit.*, p. 231.

faire revenir la lame à sa position primitive; ceci nous prouve que la réalisation de la surface absolument la plus petite n'est pas une condition nécessaire à la stabilité des lames liquides.

Il nous faut donc dire que les lamelles tendent toujours à constituer, non pas un minimum absolu, mais un minimum relatif de surface.

Dans le cambium on trouve en général des cellules d'une assez grande longueur, qui sont cependant divisées longitudinalement. Les membranes se sont-elles formées ainsi, ou cet aspect est-il dû à une croissance postérieure à la formation? Je n'ai pu réaliser jusqu'ici artificiellement avec des lames d'eau de savon des membranes semblables à celles du tissu cambial. Si l'on souffle dans un vase allongé, à section elliptique, rappelant donc une cellule cambiale, une cloison transverse, si on le ferme ensuite au moyen d'une plaque de verre et que par des tâtonnements on essaie de déplacer la membrane de façon qu'elle devienne perpendiculaire à sa situation primitive, on n'arrive qu'à lui donner une direction (CF, fig. 2) pareille à celle que présentent les cloisons dites obliques, visibles dans les cellules de bordure de certains thalles.

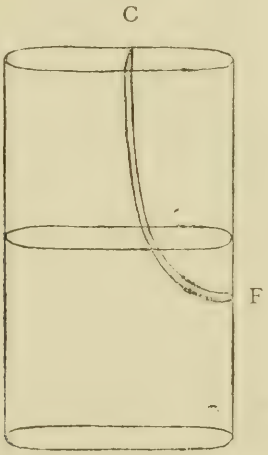


Fig. 2.

Cette cloison s'attache de part et d'autre à angles droits, comme le montre la figure ci-jointe.

Ce qui se passe dans les cellules du cambium est peut-être du même ordre que ce que nous venons de voir. En tout cas, il n'est donc pas absolument nécessaire, comme le veut Berthold, qu'une cellule cambiale ayant atteint une certaine longueur se divise transversalement, puisqu'une cloison oblique par rapport au grand axe de la cellule peut prendre naissance.

Dans la *Vergleichende Anatomie* de de Bary, nous trouvons une description détaillée des cellules du cambium assez en rapport avec ce que nous disions plus haut. Si nous pratiquons une coupe tangentielle dans un rameau de *Cytisus*, par exemple, nous reconnaissons les cellules cambiales à leurs parois radiales obliques; comme le dit de Bary, « beide Radialflächen dachartig gegen einander geneigt (1) ».

A. Zimmermann, dans un travail récent sur la morphologie et la physiologie de la cellule végétale (2), essaie de combattre les idées émises par Errera et Berthold. Avec Berthold, il conteste que la membrane à l'état naissant puisse être comparée à une lame liquide mince; pour le prouver il invoque l'exemple de la division cellulaire des *Spirogyra*. Comme cela a lieu pour toutes les espèces de ce genre et pour la plupart des Algues du groupe des *Conjuguées*, la membrane apparaît sous forme d'un bourrelet accolé à l'intérieur du filament. C'est donc une lame trouée en son centre et qui se ferme petit à petit. La tension superficielle ne pourrait, d'après Zimmermann, intervenir ici, car, dit-il, si une lame d'eau de savon est percée en un point quelconque, l'ouverture produite tendra à s'agrandir et non à se refermer.

Cette remarque de Zimmermann n'est exacte que s'il n'existe aucun appui bordant la plaie et qui empêche la lame de se déchirer davantage. Prenons un support de la forme du croquis ci-contre, c'est-à-dire constitué par une circonférence en fil de fer supportée par trois pieds; dans la circonférence attachons une lamelle d'eau de savon et déposons à sa surface un anneau en fil de soie (fig. 3, A).

---

(1) *Vergleichende Anat. d. Vegetationsorgane.* Leipzig, 1877, p. 479, fig. 198.

(2) *Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzellen*, Heft II. Tübingen, 1891, pp. 159-166.

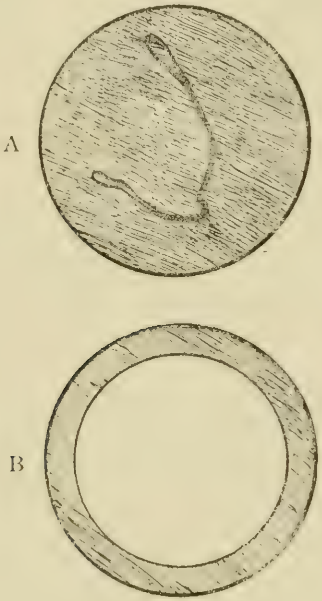


FIG. 3.

Si nous venons à briser la lamelle à l'intérieur de ce fil, le fil se tendra par la tension superficielle et formera une circonférence (fig. 3, B). Cette élégante expérience est due à Van der Mensbrugghe (¹).

Nous obtenons ainsi entre le fil de soie et le fil de fer une bande circulaire d'eau de savon comparable à celle qui se forme à l'intérieur du filament de *Spirogyra*. A l'aide d'une pince et d'une

---

(¹) *Sur la tension des lames liquides.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, 2ᵉ série, t. XXII, p. 308.) — PLATEAU, *loc. cit*, vol. I, p. 274.

aiguille courbe, on peut saisir le fil de soie, diminuer peu à peu l'ouverture circulaire qu'il limite et arriver à reconstituer complètement la lame d'eau de savon, c'est-à-dire faire avec cette lamelle ce qui se passe dans la cellule de *Spirogyra*. On rendra cette expérience plus frappante encore en prenant un fil assez long, dont les extrémités sont passées dans un fragment de tige de graminée, de façon à former un cercle qui puisse s'agrandir ou se rétrécir à volonté, comme le montre la figure 4. La membrane circonscrite par le fil étant crevée, on pourra, en tirant en sens opposés sur les extrémités du fil, diminuer l'ouverture. Celle-ci reste circulaire, par suite de la tension superficielle, jusqu'à ce que la lame soit reconstituée.

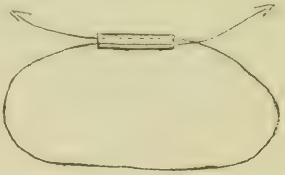


Fig. 4.

Cette expérience nous donne le schéma de la division cellulaire de nos Algues : la bande externe représente la cloison en voie de formation, le fil de soie est le cercle limité par les fibrilles qui partent d'au delà du noyau. Ces fibrilles existent fort nettement dans les cellules en division des *Spirogyra*, où tous les auteurs ont pu les observer ; elles amènent graduellement la cloison de la périphérie vers le centre, comme nous avons reformé la lame d'eau de savon dans l'expérience précédente.

Quant à l'argument invoqué encore par Zimmermann contre l'état demi-liquide de la lamelle lors de sa naissance, à savoir que la plasmolyse n'agit pas sur elle, ce qui prouverait sa grande résistance, je ne crois pas cet argument capable de démontrer que cette membrane n'a pas été semi-fluide. La solidification peut se faire très rapidement, presque immédiatement après la constitution de la lamelle; cela n'empêche nullement les principes de la physique moléculaire d'avoir dû intervenir lorsque la cloison se constituait. C'est d'ailleurs la seule chose qui soit postulée par Errera : il soutient seulement que la jeune membrane est « mince et plastique », et que, « par son aptitude à changer de forme et par son extrême minceur », elle se trouve dans les mêmes conditions qu'une lame d'eau de savon.

En plasmolysant des cellules de *Spirogyra* qui se trouvent dans une des dernières phases de la division cellulaire, on peut très bien observer que la membrane, interrompue en son centre, n'a pas acquis dans toutes ses parties une consistance très considérable, et que l'on y trouve souvent des replis. La figure de Hofmeister (1), citée par Zimmermann, est d'ailleurs loin de reproduire avec exactitude ce qui se présente dans la nature. Hofmeister lui-même voyait si peu dans cette figure une preuve de solidité initiale de la membrane, qu'il dit formellement plus loin que la cloison est demi-fluide au début (2).

La même objection s'appliquerait, d'après Zimmermann, à beaucoup de cloisons de Phanérogames dont la constitution ne se fait pas en une seule fois, mais bien, comme Treub l'a indiqué, par le voyage du phragmoplaste d'un côté de la cellule à l'autre. On peut, à l'aide d'un dispositif spécial, reproduire avec une lame de savon ce qui se passe dans ces cellules. Si, dans un rectangle en fil de fer (fig. 5), nous formons une lame d'eau de savon, et que nous fassions soutenir par la lame liquide un fil de soie attaché en *a* et en *d*, figure 5, A, nous obtiendrons, en crevant la lamelle circonscrite par le fil, une figure comme celle que représente le schéma ci-contre (fig. 5, B). Par le procédé employé plus haut, nous parviendrons à reconstituer la lamelle (fig. 5, C). Cette expérience nous prouve donc encore que la tension superficielle n'empêche nullement la reformation d'une lame liquide trouée, à condition qu'il existe une bordure à la plaie.

Le même auteur se refuse à admettre que le phragmoplaste règle l'attache de la nouvelle membrane qui se forme en son équateur. Car, dit-il, il faut rechercher plutôt dans les phases précédentes de la caryocinèse, la cause de la direction que prend la membrane : déjà longtemps avant l'apparition des « Verbindungsfäden », on peut prédire la position de la membrane future. Cela n'est pas toujours exact, comme nous pourrons le voir plus loin en exposant la division des cellules des rhizoïdes des *Mousses*.

---

(1) Hofmeister, *Pflanzenzelle*, p. 112, fig. 26.

(2) *Loc. cit.*, p. 147.

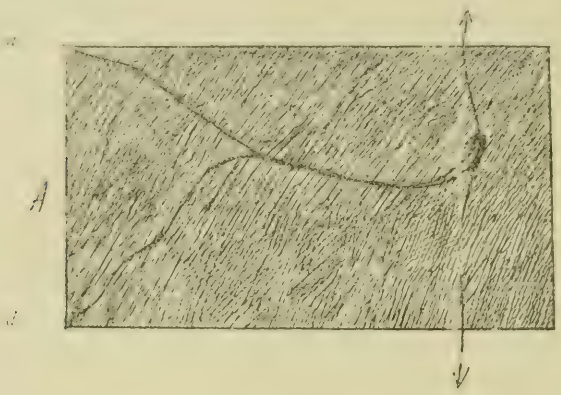


Fig. 5.

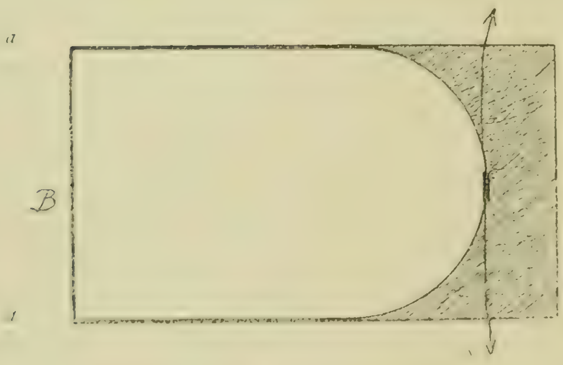


Fig. 5.

Les arguments émis par Zimmermann contre les idées d'Errera et contre celles de Berthold, ne peuvent donc, comme nous l'avons vu plus haut, suffire à les réfuter.

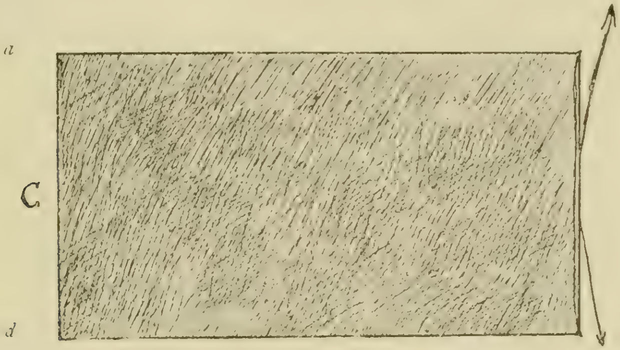


Fig. 5.

En avril dernier a paru un travail de Dreyer sur les *Rhizopodes* et les *Spongiaires* (¹). Dans ce mémoire, l'auteur consacre plusieurs chapitres à l'étude des forces qui régissent la structure de ces organismes; il compare la structure de l'organisme végétal à celle des animaux, et trouve que les mêmes lois doivent s'appliquer. D'après lui, l'agencement des cellules répond absolument aux lois que Plateau a formulées pour la disposition des lames liquides dans les systèmes laminaires. Il envisage surtout la rencontre de quatre arêtes formant dans les *Rhizopodes* le type à quatre rayons.

Si donc on est conduit à admettre, dans la formation des tissus végétaux et animaux, des forces moléculaires comparables à celles qui régissent la formation et la disposition des lames d'eau de savon, nous ne pourrons rencontrer dans ces tissus que des mem-

---

(¹) Fr. Dreyer, *Die Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde.* (Ienaische Zeitschrift, Bd XXVI, 1892, pp. 350-356.)

branes s'attachant et se courbant au moment de leur naissance de manière à suivre les lois de l'équilibre des lames liquides minces.

La plupart des dessins, dus à de bons observateurs, sont en accord complet avec cette théorie. On décrit cependant un certain nombre de cloisons, surtout chez les plantes inférieures, qui paraissent constituer des exceptions à ces règles.

Nous nous occuperons, dans ce travail, de quelques-uns des cas les plus importants d'attache prétendument oblique, en signalant, chemin faisant, d'autres membranes que des auteurs ont figurées à attaches obliques, mais dont nous n'avons pu suivre la formation.

Parmi les groupes de végétaux chez lesquels de pareilles cloisons ont été signalées, nous passerons en revue les *Mousses*, les *Hépatiques*, les *Characées*, les *Phaeophycées*, les *Floridées*, enfin les cellules mères des stomates, dessinées par la plupart des auteurs comme présentant des angles d'attache assez différents de l'angle droit.

MOUSSES.

(Pl. I.)

Dans les différents organes des *Mousses*, on a figuré souvent des cloisons obliques. Une observation superficielle montre en effet des membranes cellulaires qui ne paraissent pas s'attacher à angle droit. Une étude plus approfondie de ces cloisons, quel que soit l'organe où on les remarque, permet de se rendre compte qu'à l'état jeune, lors de la genèse, l'attache est toujours rectangulaire. Pour parvenir à ce résultat, la membrane se courbe de différentes façons.

Nous examinerons successivement les membranes qui cloisonnent les rhizoïdes, celles que l'on trouve dans les paraphyses et enfin celles de certaines feuilles, surtout des feuilles assez réduites qui constituent le périchèze des fleurs mâles.

Rhizoïdes.

Les rhizoïdes, souvent colorés en brun à l'état adulte, se distinguent des autres parties des *Mousses*, et en particulier des filaments du protonéma, colorés parfois aussi en brun, par la forme et la disposition des cloisons séparatrices de leurs cellules. Ces dernières, dans le protonéma, sont généralement pourvues de chlorophylle et se divisent par la formation transversale de membranes planes, disposées de façon à s'attacher à angle droit contre les parois du cylindre cellulaire.

Les rhizoïdes, au contraire, ne présentent que fort rarement des granulations chlorophylliennes, et les cloisons, au lieu d'être transverses et perpendiculaires au grand axe du filament, sont en général orientées en biais par rapport à cet axe. Lorsque l'on examine ces membranes avec soin, on constate qu'elles présentent des courbures en forme de semelle, comme Errera l'a déjà fait remarquer (¹).

On pourrait croire aussi que les courbures et la disposition si spéciale de ces cloisons sont la suite de modifications survenues postérieurement à leur genèse; au moment où elles naissent, elles seraient disposées transversalement et perpendiculairement aux parois cellulaires, comme dans les filaments du protonéma. Cette opinion serait complètement inexacte. Dans les rhizoïdes, comme dans les parties vertes du protonéma, les membranes qui naissent perpendiculairement à l'axe de la cellule, et ne présentent pas de courbures lors de leur formation, ne s'incurvent pas non plus ultérieurement.

Les membranes en semelle, à première vue si exceptionnelles, rentrent complètement dans le schéma général que nous avons indiqué. Elles se forment obliquement et pour s'attacher à angle droit; tout en ayant une courbure moyenne constante, elles doi-

---

(¹) *Ueber Zellenformen und Seifenblasen.*

vent présenter en chaque point deux courbures compensatrices, c'est-à-dire égales et de signes contraires (¹).

Pour bien observer les cloisons, il faut suivre leur développement sous le microscope. On prend pour cela des rhizoïdes dont la membrane n'est pas encore colorée en brun et qui sont bien vivants. Les cellules vivantes se reconnaissent facilement, grâce au mouvement accusé de leur protoplasme. Les extrémités qui conviennent le mieux, pour suivre la division cellulaire, sont celles des filaments principaux des rhizoïdes : elles présentent le plus grand diamètre et ont la croissance la plus régulière.

Le protoplasme de ces cellules prend souvent un aspect vacuoleux et contient un noyau. Celui-ci est assez caractéristique : il est en général arrondi, comme l'a déjà figuré Hofmeister (²) ; on le rencontre parfois de forme allongée. Il est constitué par une masse plus ou moins réfringente, munie en son centre d'un nucléole déjà bien visible sur le vivant. Le nucléole emmagasine le plus fortement les matières colorantes et tranche nettement sur le reste du noyau et sur le protoplasme environnant. Ce noyau est donc analogue à ceux des *Spirogyra* et des *Desmidiées*, et à la masse nucléaire que l'on trouve dans les cellules jeunes des *Characées*. Les cellules des rhizoïdes, et en particulier celles situées vers l'extrémité du filament, montrent le mieux les noyaux. Dans les cellules du protonéma et dans celles des différentes parties de la plante feuillée, le noyau est beaucoup plus petit et, à l'état vivant, comme par les réactifs, il est plus difficile à apercevoir.

Jusqu'à présent, on n'avait guère étudié la division du noyau chez les Mousses. J'ai pu suivre de nombreuses divisions sur le vivant, mais je ne suis pas parvenu à fixer et à colorer les divers stades de la caryocinèse. Les réactifs fixateurs : acide osmique, acide picrique, picronigrosine, alcool, occasionnent dans les cellules un tel ratatinement, qu'il n'est plus possible de se rendre compte de la forme du noyau.

La culture des rhizoïdes de certaines Mousses se fait assez facile-

---

(¹) Errera, *Ueber Zellenformen und Seifenblasen*

(²) Hofmeister, *loc. cit.*, p. 112, fig. 27.

ment sous le microscope. Il suffit, à cet effet, de placer sur un porte-objet, dans de l'eau de pluie, quelques fragments présentant l'aspect que nous avons indiqué plus haut. On met au point pour une cellule et l'on peut, en entretenant l'humidité, suivre le développement du filament pendant plusieurs jours.

Mais tous les rhizoïdes ne sont pas dans ce cas : beaucoup ne présentent plus, quand ils sont placés dans ces conditions, ni division nucléaire, ni multiplication cellulaire. Je n'ai malheureusement pu déterminer les espèces qui convenaient le mieux pour étudier la caryocinèse et la division cellulaire.

Par suite de la culture en milieu liquide, on observe fréquemment des modifications dans les formes en expérience. Les portions de cellules nées dans une culture artificielle présentent souvent un diamètre moindre que celui qui existait avant la mise en expérience. On trouve alors en arrière de la pointe, là où la diminution du diamètre se fait, un anneau qui montre l'épaississement de la paroi cellulaire en cet endroit ; par ses bords frangés, cet anneau nous indique souvent que la paroi s'est déchirée (pl. I, fig. 31-32, 35-37) ; souvent la pointe elle-même est recouverte par une espèce de capuchon cellulosique, analogue aux calottes décrites sur certains poils par Zacharias (pl. I, fig. 30).

Une cellule en voie de division présente généralement à l'intérieur de son protoplasme des changements qui font reconnaître son état. Le noyau très bien limité se modifie et prend l'aspect d'une masse granuleuse irrégulière. Puis apparaît dans cette masse, d'abord arrondie, un espace plus clair, plus ou moins fusiforme. On y voit des striations fort nettes, et à l'équateur on trouve des bâtonnets de chromatine. Ces derniers se réunissent alors aux pôles du fuseau ; il se constitue ainsi une espèce de phragmoplaste. Les noyaux filles se reforment ensuite petit à petit et s'éloignent de la partie de la cellule où naîtra la cloison séparatrice. Les noyaux s'entourent d'une membrane, laissant derrière eux les fibrilles qui achèveront la cloison cellulaire (pl. I, fig. 1-2). Celle-ci se constitue alors de différentes façons. Nous allons successivement examiner les aspects sous lesquels elle se présente.

Les cloisons du filament principal sont, comme nous l'avons dit plus haut, généralement obliques ou plutôt courbées en semelle.

Il nous faut donc rechercher dans la division, au moment où apparaissent les membranes, la manière dont s'attachent leurs bords. Dans tous les cas, que la cloison future soit oblique ou perpendiculaire à l'axe du filament, on verra la division nucléaire s'effectuer de façon à faire coïncider l'axe de la figure caryocinétique avec celui de la cellule. Après la constitution du système fibrillaire formateur de cloison, on voit le corps lenticulaire dont l'équateur était dirigé perpendiculairement à l'axe du filament changer de position, si la membrane prend naissance dans la cellule terminale. L'équateur de ce corps lenticulaire se courbe, afin d'attacher la future membrane en des points situés à des niveaux différents sur la paroi de la cellule. Cette courbure a pour effet de permettre une attache rectangulaire. La membrane ne se constitue que petit à petit, et, lors de son achèvement, la ligne d'attache est plus ou moins oblique ; mais la surface même de la cloison présente une courbure double et compensatrice (pl. I, fig. 3-6).

Nous venons d'envisager le cas d'une cloison se formant dans le rhizoïde principal et divisant sa cellule terminale. Les cellules qui se trouvent en arrière de la terminale se divisent moins souvent. Mais si des membranes y prennent naissance, il est très intéressant de suivre leur mode d'apparition, car il s'écarte de celui que nous venons d'examiner. Les cloisons limitantes transverses de ces cellules ont acquis une certaine consistance, fréquemment elles sont colorées, et dans leur épaisseur s'observent parfois plusieurs couches distinctes de cellulose. Dans la division du noyau de ces cellules, les phases sont les mêmes que dans la caryocinèse des cellules terminales ; mais le fuseau formateur, au lieu de se courber avant d'attacher la cloison, reste dans sa même position (pl. I, fig. 26), et la membrane intercalaire est plane et perpendiculaire à l'axe du filament. J'ai pu voir une série de sept cellules limitées par des cloisons en semelle et divisées chacune par une de ces cloisons planes. On remarque aussi que deux cloisons en semelle qui se suivent dans un rhizoïde ont souvent des directions opposées. Cette alternance de direction donne un très curieux aspect à l'ensemble du rhizoïde (pl. I, fig. 38).

Pourquoi cette orientation différente et pourquoi les lames cellulosiques qui prennent naissance, après coup, entre deux membranes en semelle sont-elles planes? Ce sont là des points que je n'ai pu éclaircir. Ce cloisonnement intercalaire ne se fait cependant pas souvent, car en général les cellules qui se trouvent en arrière de la pointe ne se divisent plus, si ce n'est pour former des rameaux latéraux.

Lorsque des rhizoïdes, au lieu de continuer à se développer dans le substratum, se dirigent vers la lumière, on voit apparaître à leur intérieur des traces de chlorophylle. La division dans ces branches aériennes et dans leurs ramifications se fait par des cloisons perpendiculaires à l'axe. Dans les cultures sur porte-objet, on observe souvent la transformation d'un rhizoïde en un filament à aspect de protonéma. Le milieu de culture et la lumière sont probablement les causes de cette transformation.

Les rameaux des rhizoïdes sont séparés des branches principales par des cloisons attachées soit sur une membrane transversale et sur une cloison latérale, soit en verre de montre contre un côté du tube cellulaire. Lorsque va se former un rameau, on voit en général naître une hernie à l'extrémité d'une cellule près d'une des cloisons transverses.

Le noyau qui occupe d'ordinaire le centre de la cellule vient se loger à l'endroit où le filament se renfle. Il passe successivement par les phases décrites plus haut; la cloison qui apparaît à l'équateur des fibrilles réunies en une masse fusiforme se courbe et vient s'attacher à angle droit contre la paroi du tube. La membrane présente alors un aspect facile à reproduire, en soufflant une bulle d'eau de savon sur la paroi d'un tube assez large. La cloison séparatrice du rameau peut aussi s'attacher d'un côté sur la membrane transversale, de l'autre sur la paroi latérale, présentant alors une double courbure très caractéristique et des attaches rectangulaires. Entre ces deux positions extrêmes la membrane peut occuper tous les intermédiaires (pl. I, fig. 7-10).

Les dessins publiés par H. Müller dans son travail sur les ramifications des rhizoïdes et du protonéma sont donc loin d'être conformes à ce que l'on observe (1). Nous trouvons représentés schématiquement quelques-uns des modes de ramification, mais Müller, tout en ayant bien étudié l'origine et le rôle des différentes cellules qui composent les filaments du thalle des Muscinées, ne paraît pas avoir remarqué la double courbure des cloisons. La courbure bien nette et le point d'attache à angle droit ne s'observent d'ailleurs dans les rhizoïdes que pendant un certain temps, dans des cellules encore jeunes, à membranes peu épaissies. Des membranes vieillies peuvent certes conserver leurs attaches rectangulaires; mais la pression interne et l'épaississement de la membrane pourront faire varier la direction de la cloison. Aussi trouve-t-on souvent des cloisons âgées à attache toute différente; elles ne possèdent parfois qu'une seule courbure très accusée, et la cellule limitée par cette membrane fait alors hernie dans sa voisine, ce qui nous prouve la turgescence moindre de cette dernière. Entre la forme présentée par une cellule dont la cloison est fortement refoulée vers la cavité cellulaire et celle dont la membrane est à attache orthogonale s'observent tous les intermédiaires.

---

(1) *Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose.* (Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, Bd I, 1874, p. 487, fig. 4, A. C.)

Paraphyses.

(Pl. II, fig. 1-9 et 45.)

Les fleurs mâles des Mousses contiennent, en même temps que des anthéridies, des poils ou paraphyses très variables dans leurs formes : tantôt, à la façon des poils ordinaires, elles sont constituées par un filament allongé divisé en plusieurs cellules; tantôt la cellule terminale est renflée, ce qui donne un aspect capité; ou bien, par suite de divisions, elles ont acquis la forme de lames. Ce dernier cas se présente dans le genre *Polytrichum*.

Constituées au début par une série de cellules disposées bout à bout, les paraphyses prennent la forme d'une lame par l'apparition de cloisons intercalaires. Parmi celles-ci on remarque très souvent des membranes en apparence obliques, et analogues à celles que nous avons décrites dans les rhizoïdes. Les cloisons en semelle qui prennent naissance vont s'attacher à des niveaux différents du filament et présentent en ces points des angles droits. Leur surface est doublement courbée (pl. II, fig. 1).

Je n'ai pas suivi la genèse de pareilles cloisons sous le microscope ; je ne suis pas parvenu à cultiver ces poils sur porte-objet. Mais en prenant les fleurs de *Polytrichum* (*P. piliferum, P. juniperinum*) à divers états de développement, on peut facilement se rendre compte des stades successifs par lesquels ont dû passer les paraphyses avant d'arriver à leur état adulte. Il faut cependant ajouter que quelques-uns des poils contenus dans un périchèze ne paraissent pas subir de transformation, et restent pendant toute la vie constitués par une série unique de cellules.

Sur la cloison en semelle formée, et en ses deux portions convexes, viennent s'attacher des membranes qui dédoublent chacune des deux cellules primitives. Dans les deux nouvelles cellules naissent alors des cloisons, soit planes, soit à double courbure. Il y a ainsi formation d'un véritable tissu (pl. II, fig. 8-9).

Dans ces mêmes paraphyses, la cloison, au lieu de s'attacher à la paroi latérale du tube, peut s'attacher d'un côté sur une membrane transverse. Suivant sa longueur, elle se présentera alors sous différents aspects : ou bien sa courbure n'existera que dans un sens, ou elle existera en deux sens opposés présentant donc une double courbure compensatrice. On s'assure que les attaches sont à angles droits, si l'on tient compte de la coupe optique du filament et de la forme cylindrique de la cellule dans laquelle ces cloisons ont pris naissance (pl. II, fig. 4-6).

Pour pouvoir juger de l'angle intercepté par les membranes, il faut examiner des divisions qui se sont faites récemment. Au bout de quelque temps, en effet, l'épaississement des cloisons fait varier les angles, ceux qui primitivement n'avaient que 90° arrivent à en mesurer 120 environ, quand l'équilibre de tension s'est fait entre les différentes lames de cellulose.

Feuilles, anthéridies.

(Pl. II, fig. 15-16.)

La formation des cloisons à double courbure, suivant les règles de la section rectangulaire, se retrouve également dans les feuilles du périchèze. Si l'on considère de jeunes feuilles, surtout si l'on en examine les bords, on trouve que les cellules sont souvent cloisonnées par des membranes obliques. Une étude attentive fait apercevoir une double courbure partout où s'observent de pareilles membranes dans les cellules jeunes; elle amène l'attache rectangulaire.

Des cloisons à trajet oblique mais à attache toujours orthogonale se remarquent d'ailleurs dans bien d'autres parties des Mousses. On les rencontre dans les feuilles ordinaires, et jusque dans la paroi externe des anthéridies.

La feuille adulte présente des cellules dont les angles ne paraissent pas en accord avec les principes généraux. En suivant le développement des cloisons, on constate facilement que les angles d'attache des membranes ont varié par suite de l'épaississement des cloisons et de la traction qu'elles exercent les unes sur les autres. On peut cependant encore très souvent retrouver dans le tissu adulte des feuilles des membranes formées en semelle et dont les attaches sont presque rectangulaires.

Dans les cellules constituant la paroi anthéridienne, la double courbure des cloisons est aussi très manifeste pour les cellules jeunes. Elle peut même s'observer quand les membranes ont acquis une certaine rigidité et qu'elles sont colorées en brun, comme cela se présente à la maturité de l'anthéridie des *Polytrichum*.

La difficulté de se rendre compte de la double courbure dans ces différentes cellules provient du fait que la cellule n'est pas comparable à un parallélipipède. Elle possède des faces plus ou moins courbes et, par conséquent, la cloison séparatrice qui en tous les points où elle vient s'appuyer sur l'enveloppe de la cellule doit être perpendiculaire, ne pourra présenter une simple ligne en S.

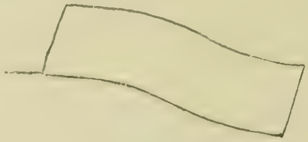


Fig. 6.

Si l'équilibre existe, il faudra, en vertu des lois de la stabilité des lames liquides minces, observer des courbures supplémentaires, analogues à celles que l'on voit prendre naissance dans des lames d'eau de savon, maintenues dans des modèles en fil de fer de la forme des croquis ci-contre.

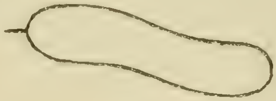


FIG. 7.

Si une pareille membrane prend naissance dans un cylindre, les courbures seront beaucoup plus considérables que si elle prenait naissance dans un parallélipipède.

HÉPATIQUES.

(Pl. II, fig. 10-14.)

Nous trouvons en général dans tous les tissus formés par bipartitions répétées l'application du principe émis par Sachs : nous pouvons y apercevoir les périclines, les anticlines et les radiales se coupant à angles droits. Dans les anthéridies du *Marchantia polymorpha*, quoique certains auteurs aient figuré les cloisons séparatrices des cellules mères des spermatozoïdes comme s'attachant sous des angles aigus contre les parois de l'anthéridie, on peut voir d'une façon très nette la courbure bien marquée des anticlines (¹). Si l'on observe avec un grossissement moyen une de ces anthéridies, elle présente absolument l'aspect des schémas de Sachs ou de Schwendener; un grossissement plus fort nous donne plus de

---

(¹) Comparer les figures de STRASBURGER, *Das bot. Practicum*, 2ᵉ éd., p. 443, et de KNY, *Bot. Wandtafeln. Text*, p. 379, pl. LXXXVI.

détails, mais ne nous permet pas de saisir dans leur ensemble l'allure des lignes qui se coupent toutes à angles droits. Dans les dernières recherches sur cette plante, Kny a d'ailleurs très bien fait ressortir cet aspect, et tous les dessins des états successifs du développement des anthéridies, des œufs et des propagules nous montrent des cloisonnements suivant rigoureusement les lois de l'attache rectangulaire.

Dans les spores du *Pellia calycina*, déjà pluricellulaires avant le bris de la capsule qui les contient, on remarque aussi des cloisons considérées comme obliques par certains auteurs, en ce sens qu'elles s'attachent ou paraissent s'attacher sous des angles différents de 90°. La division de ces spores ovales à l'état jeune se fait d'abord en deux par une cloison bien vue en général par tous ceux qui se sont occupés de ces organes. Elle se forme vers le milieu de la spore, elle est plane et perpendiculaire à la paroi de la cellule mère. Dans chacune des moitiés ainsi constituées apparaît alors une cloison dirigée aussi perpendiculairement à l'axe. Pour présenter une attache rectangulaire, la cloison devra se bomber, puisque la membrane contre laquelle elle vient s'appuyer est elle-même déjà courbe. On observe d'ailleurs cette courbure, et si les auteurs ont dessiné une cloison droite, c'est qu'ils ont figuré la ligne d'attache sur la paroi externe et non la coupe optique. Cette dernière est en effet assez difficile à apercevoir. Rendons-nous compte de la forme de ces cellules : la terminale peut être comparée à une lentille biconvexe, celle qui y touche à une lentille plan-concave. Ces deux lentilles s'emboîtant l'une dans l'autre et présentant un protoplasme assez dense ne vont pas permettre de se faire une idée exacte de la courbure de la lentille biconvexe. Aussi est-il avantageux d'éclaircir ces spores, qui contiennent beaucoup de chlorophylle, soit par de l'alcool, soit à l'aide d'eau de javelle.

Même à un état assez avancé, alors que les deux cellules médianes se sont déjà divisées par des membranes perpendiculaires aux cloisons primitives, on voit encore manifestement la courbure des deux cloisons situées vers les bouts de l'ellipsoïde. Lorsque le développement de la spore a acquis toute sa complication et que l'une des extrémités a poussé un rhizoïde, on peut encore voir très bien la courbure de la cloison qui sépare cette cellule d'avec le reste de la spore. La cellule opposée à celle dont naissent les rhizoïdes subit des bipartitions; elle constitue le point végétatif du nouveau thalle.

A l'aide de lames d'eau de savon, il est possible de reproduire l'aspect que présentent les cellules de ces spores. Il suffit pour cela de prendre un tube ou un ballon à fond rond et d'y former successivement deux lames liquides, l'une qui vient s'appliquer sur les parois droites du tube ou au diamètre du ballon, l'autre contre les parois courbes ou contre le fond du ballon, comme le fait voir le croquis ci-dessous (fig. 8).

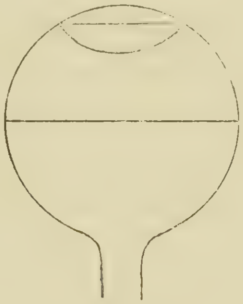


Fig. 8.

Dans les points végétatifs de certaines autres Hépatiques, Kny figure des cloisonnements qui n'ont pas lieu à angles droits. Je n'ai pas eu l'occasion d'examiner ces plantes; je ne puis donc dire si ces attaches constituent de véritables exceptions à la loi de la section rectangulaire, ou si des tensions différentes existant dans les cloisons de ces cellules jeunes peuvent expliquer la formation de ces angles.

CHARACÉES.

(Pl. II, fig. 17-33.)

Rhizoïdes.

Les Characées présentent aussi dans leurs rhizoïdes des cloisons obliques par rapport à l'axe. Les nombreuses études qui ont été publiées sur ces intéressantes Algues n'ont pas été faites en vue de déterminer la manière dont se constituent les membranes des rhizoïdes. Braun a étudié le mouvement protoplasmique, Pringsheim la germination, la ramification, Sachs la formation des organes reproducteurs, de Bary la germination, Strasburger, Schmitz, Treub, Johow la division nucléaire.

Les noyaux présentent des particularités très curieuses qui ont été surtout bien mises en lumière par un travail de Johow (¹). Dans les cellules jeunes des tissus de ces Algues, ils sont arrondis et présentent en leur centre un ou plusieurs nucléoles qui se teignent fortement par les matières colorantes. Quand la cellule vieillit, on voit son noyau changer de forme; il acquiert un aspect granuleux. Dans la cellule internodale, il constitue un long cordon uniformément coloré en rose par le carmin, en bleu pâle par la nigrosine. Parfois ces masses allongées renferment encore des granulations plus colorables. Dans les rhizoïdes, les noyaux passent par les mêmes transformations, et on ne les retrouve avec leurs caractères de pleine vigueur que vers les extrémités du filament et là où des ramifications vont se produire.

Les matériaux de Characées que j'ai eus à ma disposition n'étaient pas très vigoureux ; aussi n'ai-je pu suivre sur le vivant ni les phases de la division nucléaire, ni celles de la division cellulaire; j'ai cependant observé quelques stades de la caryocinèse.

Les recherches de Strasburger, Schmitz, Treub et Johow nous ont fait connaître les phases par lesquelles passe le noyau avant la

---

(¹) *Die Zellkerne v. Chara foetida.* (Bot. Zeitung, 1881, p. 729, pl. VII.)

constitution des deux noyaux filles; cependant ces auteurs ne sont pas d'accord. Strasburger voit dans la division de ce noyau un phénomène caryocinétique ordinaire; il décrit entre les deux noyaux filles un système de fibrilles achromatiques, de forme lenticulaire. A l'équateur de ce corps se trouvent des microsomes qui doivent, d'après l'auteur, donner naissance à la cloison cellulaire. Strasburger a observé ces phénomènes dans les rameaux voisins du point végétatif. Johow nie la présence d'un corps lenticulaire et même de fibrilles achromatiques; il dit avoir observé des striations dans le protoplasme qui réunit les deux noyaux issus de la division, mais souvent il n'y aurait pas trace de stries entre les deux masses nucléaires (¹). Comment concilier ces opinions? Johow pense que la division se fait différemment suivant les espèces considérées.

Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier les différentes espèces qui ont servi aux auteurs. Les divisions que j'ai observées siégeaient dans les nœuds des rhizoïdes; pour ces cas, je puis affirmer dans la caryocinèse l'existence entre les deux noyaux filles de fibrilles achromatiques nettement disposées en une espèce de corps lenticulaire. Elles étaient déjà visibles dans la cellule vivante (pl. II, fig. 22). Quant à des microsomes à l'équateur de ce système fibrillaire, je n'en ai jamais observé; je n'ai d'ailleurs pu voir se constituer une cloison.

Dans la division des cellules du rhizoïde, il est en tout cas certain, comme le soutient Johow, que la formation de la cloison a lieu bien longtemps après la division nucléaire; les deux noyaux se trouvent déjà fortement éloignés l'un de l'autre avant la naissance de la membrane. Johow n'a pas observé, lors de cette genèse, la moindre trace d'un fuseau achromatique à l'équateur duquel se formerait la plaque cellulosique.

Dans la forme de *Chara* que j'ai étudiée, à l'endroit où aurait dû apparaître la cloison et quand les noyaux s'étaient déjà éloignés

---

(¹) Cf. Strasburger. *Zellbildung und Zelltheilung*, 3. Aufl. Jena, 1880, pl. XIII, fig. 48-52. — Johow, *loc. cit.*, pl. VIII, fig. 7, 8, 11, 31.

l'un de l'autre, je n'ai pas pu davantage voir des stries achromatiques, mais les rameaux mis en culture sont morts avant d'avoir pu former une membrane. Des fibrilles achromatiques n'existeraient donc que dans la caryocinèse et n'auraient ici aucun rapport avec la constitution de la plaque de cellulose.

En tout cas, une fois cette cloison formée, elle revêt l'aspect bien connu et si souvent figuré d'une membrane en S. Elle rappelle complètement ce que nous avons trouvé dans les rhizoïdes des Mousses (pl. II, fig. 18-19). Schultz aurait, d'après Braun (¹), été le premier à bien décrire cette disposition en semelle si caractéristique, et commune aux cloisons des rhizoïdes de toutes les Characées (²).

Ici, et encore mieux que dans les Mousses, on peut voir la double courbure très manifeste ; elle change cependant assez tôt d'aspect par suite d'une augmentation de volume de la base de la cellule supérieure. Cette portion cellulaire se gonfle considérablement et présente alors l'aspect figuré dans les dessins ci-joints (pl. II, fig. 21). Dans la boursouflure vient se loger le noyau arrondi, à nucléole généralement unique ; le protoplasme de cette ampoule est dense. L'extrémité renflée se sépare alors du reste de la cellule par une cloison qui s'attache (en coupe) d'un côté à la paroi du rhizoïde et de l'autre à la membrane en S ; elle doit donc, pour satisfaire aux lois de l'attache rectangulaire, être doublement courbée. Cette courbure variera d'aspect, suivant l'endroit des deux cloisons où se produira l'attache. La membrane présentera alors la forme que nous trouvons reproduite dans les figures de Pringsheim, ou dans nos dessins (pl. II, fig. 23).

Dans la cellule ainsi constituée apparaît une nouvelle cloison ; cette dernière divise la cellule dans le sens longitudinal. La membrane étant médiane, est naturellement dans les règles (pl. II, fig. 22). Un tel état est déjà figuré par Pringsheim et Johow.

(¹) *Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen.* (Monatsber. d. Berl. Ak. d. Wiss., 1852, pp. 264-266.)

(²) Pringsheim, *Ueber die Vorkeime d. Charen.* (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd 3, 1864, pl. XIII, fig. 8-10.)

Chacune de ces nouvelles cellules possède un noyau; celui-ci subira encore une bipartition. les cellules qui se constituent vont se diviser encore une fois, ou donneront naissance directement à un filament. Ce dernier, emportant avec lui un noyau, continue sa croissance pendant un certain temps, et se divise alors par une cloison en semelle comme le rameau principal. Les noyaux, sauf celui de la cellule terminale, se désorganisent petit à petit et se présentent sous les aspects décrits et figurés par Johow (¹). D'un nœud prennent ainsi naissance un grand nombre de rhizoïdes secondaires.

Un rhizoïde de *Chara* peut se cloisonner aussi par des membranes non courbées en semelles, et différer par conséquent de ceux que nous venons d'examiner. Comme dans les rhizoïdes des Mousses, on trouve parfois des bipartitions qui se sont faites par des cloisons planes, perpendiculaires à l'axe du filament et, par conséquent, parfaitement en règle.

Si l'on examine différents stades du bourgeonnement des rhizoïdes, on est frappé dans bien des cas par ce fait que les angles interceptés ne sont pas de 90°, comme je l'ai dit plus haut. Pour voir des attaches rectangulaires, il ne faut pas l'oublier, nous devons considérer des cellules dont la cloison est récemment achevée; les cellules qui sont sur le point de donner naissance à des rameaux secondaires sont en pleine activité de croissance; les cellules des rhizoïdes primitifs, au contraire, sont presque privées de contenu et leur pression intracellulaire est très faible, ce qui permet aux autres cellules dont la turgescence est forte d'arrondir leurs contours et de faire hernie vers l'intérieur des cellules vieillies. A partir de ce moment, il sera très difficile de pouvoir juger sous quel angle se faisait l'attache lors de la formation de ces membranes.

Il est très intéressant d'observer dans ces filaments où le mouvement protoplasmique est accusé, la façon dont se disposent les lamelles de protoplasme qui traversent la cavité cellulaire. En

---

(¹) Johow, *loc. cit.*, pl. VIII.

accord avec les principes de la stabilité des lames liquides minces, nous les voyons se placer perpendiculairement aux parois du tube. Si la lamelle s'est formée obliquement, elle présentera des courbures; grâce à celles-ci, elle pourra s'attacher à angles droits. La lame possède alors une forme absolument comparable à celle des cloisons cèllulosiques se formant obliquement dans les mêmes cellules. Cette identité montre bien que ce n'est pas au noyau qu'il faut attribuer le rôle principal dans la direction prise par les cloisons lors de leur naissance.

Anthéridies.

Dans les anthéridies jeunes, longtemps avant le développement des flagellums, dans lesquels prendront naissance les anthérozoïdes, se forment des cloisons mal figurées par bien des auteurs. Sachs a étudié, un des premiers, le développement des organes sexuels du *Chara*, mais il ne nous montre pas ces cloisons comme s'attachant sur les membranes plus anciennes, de manière que les angles interceptés soient droits ([1]). Il suffit cependant d'examiner les états jeunes de ces organes après fixation par l'alcool pour voir, ici encore, l'application du principe de Sachs.

A l'intérieur de l'extrémité cellulaire globuleuse, dont naîtra l'anthéridie, se constituent huit octants par des cloisonnements successifs perpendiculaires les uns aux autres. Dans chacun des quatre octants supérieurs se développent des cloisons périclines, parallèles par conséquent à la membrane externe (fig. 9). Dans les quatre octants inférieurs, les membranes ne s'attachent pas par leurs deux extrémités (coupe optique) sur les cloisons ayant divisé la sphère primitive en octants, mais d'un côté sur une cloison en verre de montre séparant l'anthéridie de la cellule qui lui sert de support (fig. 9). Les cloisons devront donc présenter une double courbure pour pouvoir satisfaire aux principes émis par Sachs;

([1]) *Lehrbuch d. Bot.* Leipzig, 1868, p. 263, fig. 194B.

c'est ce que l'on observe, et à la rencontre avec la ligne de base comme à la rencontre avec la ligne *b b* les angles sont droits.

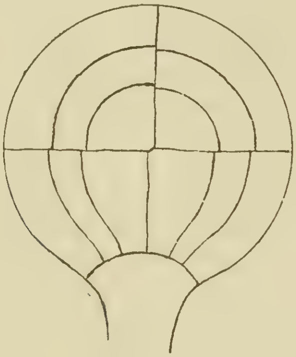


Fig. 9.

La cellule terminale des *Chara* et celle des rameaux voisins du point végétatif principal ne se présentent pas non plus comme on le figure généralement. Elles ne sont pas séparées de leurs voisines par une cloison plane, qui formerait avec les parois périclines un angle plus petit que l'angle droit ; mais ici encore, c'est la ligne de l'attache *mn* qui a été envisagée, au lieu de la direction de la cloison elle-même (fig. 10). La coupe optique montre, en effet, nettement

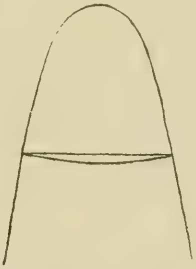


Fig. 10.

une cloison courbée dont l'attache suit la loi de Sachs; cette coupe optique est cachée par le protoplasma abondant des cellules sousjacentes. La cellule terminale est donc également comparable à une lentille biconvexe, et un schéma analogue à celui que nous avons donné pour la cloison des spores de *Pellia calycina* peut aussi s'appliquer ici (fig. 10).

Dans les cellules situées en arrière de la cellule terminale se voient des cloisons qui ne paraissent pas remplir les conditions exigées par le principe de la section rectangulaire.

Tous les auteurs décrivent la formation des entrenœuds comme se faisant par des cloisons courbes; celles-ci sont disposées de manière à limiter une cellule biconvexe. Ces membranes ne pourraient d'après cela s'attacher à angles droits contre les parois latérales du rameau.

J'ai cherché à me rendre compte de la direction de ces cloisons lors de leur naissance, et j'ai pu me convaincre qu'à ce moment elles suivent le principe de Sachs. Les rameaux latéraux qui entourent le point végétatif montrent souvent les phases successives de la formation des entrenœuds. Les premières cloisons qui y apparaissent sont transverses, perpendiculaires à l'axe, et à attaches rectangulaires; ces membranes divisent les rameaux en cellules dont la largeur égale environ deux à trois fois la hauteur. Quand la croissance terminale a cessé, les cellules constitutives du filament se divisent. Vers leur base, à peu près au quart de la hauteur, prend naissance une cloison; cette dernière sépare ainsi une cellule très plate (pl. II, fig. 25-29).

La membrane formée est parallèle à la base de la cellule dans laquelle elle s'est développée et, par conséquent, suit les lois de la section rectangulaire. Cette cellule basse va donner naissance à l'entrenœud; celle qui se trouve au-dessus constituera le nœud. Déjà à ce moment le noyau de la cellule internodale subit une dégénérescence; il est fortement allongé dans le sens de la largeur de la cellule.

L'inégalité des cellules issues de cette division nous montre bien qu'il ne faut nullement, pour l'application du principe de la section rectangulaire, que les deux cellules résultant de la bipartition soient à peu près de même volume, comme le voulait Sachs.

Strasburger paraît être le seul qui ait bien vu les stades de la formation du nœud et de l'entrenœud. Dans les figures de son travail, on peut très bien reconnaître l'attache à angle droit (¹).

De Bary (²) a observé quelque chose d'analogue dans les toutes jeunes plantes de Characées dont il suivait la germination : il nous montre les cellules initiales des nœuds et des entrenœuds assez nettement rectangulaires en coupe optique.

Avant d'arriver à son état définitif, l'entrenœud passe par une série de phases étudiées déjà par plusieurs auteurs. Elles ne se présentent peut-être pas tout à fait comme ils les ont décrites ou du moins telles qu'ils les ont figurées ; ils paraissent avoir omis certains détails. L'étude de ces stades permettra de se faire une idée du mécanisme amenant la transformation de la membrane plane en une cloison courbe.

Dans le nœud prennent naissance des membranes perpendiculaires aux parois transverses; en même temps, la paroi latérale des cellules internodales s'épaissit assez fort, tandis que celle des nœuds reste relativement mince. Le nœud est souvent composé en coupe optique de trois cellules; celles-ci montrent fort bien la traction des cloisons nouvellement formées sur celles qui délimitent l'entrenœud. Cette traction, due à la tension de la membrane, a pour résultat de modifier petit à petit les angles et de leur donner une valeur d'environ 120°, alors que, au moment de leur apparition, les lames de cellulose interceptaient des angles de 90° (pl. II, fig. 31).

Il est assez facile d'observer les différentes phases par lesquelles passent ces cloisons avant d'arriver à la forme figurée par les auteurs (³). Les deux cellules de la périphérie du nœud (coupe optique) gonflent considérablement; la cellule centrale conserve à peu près sa hauteur. La forte pression supportée latéralement par la cellule internodale et la traction exercée par les nouvelles cloi-

---

(¹) Strasburger, *loc. cit.*, p. 195, pl. XIII, fig. 51.

(²) *Zur Keimungsgeschichte der Charen.* (Bot. Zeitung, 1875, pl. V, fig. 15, pl. VI, fig. 36.)

(³) Sachs, *Lehrbuch d. Botanik.* Leipzig, 1868, p. 128, fig. 106 C, z.

sons nodales font prendre à cette cellule l'aspect d'une lentille biconvexe (pl. II, fig. 32). Si, au lieu d'examiner la coupe optique du rameau, nous observons la surface, la cellule lenticulaire disparaît et nous apercevons les cellules externes se rejoignant complètement, comme on peut le voir dans la planche II, figure 33 ([1]).

C'est donc après coup que les cloisons prennent une forme convexe ou concave, et cela surtout par la traction qu'exercent sur elles les membranes dirigées dans le sens de la longueur du rameau. Jamais, en effet, avant la formation de ces cloisons longitudinales, je n'ai pu observér de cellule internodale présentant la moindre tendance à courber ses membranes limitantes.

Dans les cellules périphériques du nœud apparaissent des cloisons disposées rectangulairement et dont la coupe optique se présente par conséquent avec une forte courbure en verre de montre. Elles ont d'ailleurs été étudiées et assez bien figurées par les différents auteurs qui ont suivi le développement des Characées ([2]).

L'étude de ces différentes cloisons peut se faire dans le *Chara fœtida* et dans le *Chara fragilis*, où les mêmes phases de développement se présentent.

Ni dans les Characées, ni dans les Muscinées nous ne voyons donc se constituer des membranes qui, lors de leur apparition, interceptent, entre elles et les parois cellulaires plus anciennes, des angles différents de l'angle droit.

PHAEOPHYCÉES.

Sphacélariées.

(Pl. III; pl. IV, fig. 1-10.)

Dans les figures des différentes espèces du groupe des Sphacélariées, nous observons des cloisons fortement obliques, dont les attaches ont l'air de se faire sous des angles très aigus.

([1]) Sachs, *loc. cit.*, fig. 106 β.

([2]) Ibid., *loc. cit.*, fig. 106 C, β.

Les botanistes qui se sont occupés de ce groupe étudièrent surtout le curieux mode de ramification de ces Algues; ce sont Geyler, Magnus, Pringsheim, Reinke (¹). Les figures publiées par ces différents auteurs sont d'ailleurs reprises dans presque tous les traités de botanique. Ces exceptions en apparence si complètes sont pourtant très faciles à expliquer et rentrent complètement dans les principes généraux. Avant de voir comment se forme et se dispose la cloison, il ne sera pas sans intérêt d'examiner d'un peu plus près la division nucléaire.

Nägeli paraît avoir été le premier à observer quelques stades de cette division; depuis, Strasburger est le seul qui, à ma connaissance, ait repris cette étude (²). Ses observations ont porté surtout sur le *Sphacelaria scoparia*.

Le noyau des cellules des Sphacélariées peut très bien s'étudier dans l'*Halopteris filicina*, par exemple. Il se présente sous la forme d'une masse arrondie ou ovalaire, ne se teignant que fort peu par les matières colorantes. A l'intérieur de cette masse se trouve un nucléole rond : celui-ci emmagasine avec énergie les colorants, et tranche ainsi sur le reste du noyau et du protoplasme. Ce dernier se colore cependant un peu par les mêmes réactifs. On peut obtenir des colorations assez nettes après fixation par l'alcool ou par l'acide chromoacétique en traitant les matériaux par le picrocarmin, la picronigrosine ou le picroviolet d'Hoffmann. Il est assez difficile de réussir des préparations montées au baume, car après avoir traité les Algues par les réactifs colorants, il est presque impossible de les faire repasser par la série des alcools et l'essence

---

(¹) Th. Geyler, *Zur Kenntniss der Sphacelarien.* (Jahrbuch. f. wissensch. Bot., Bd VI, p. 479.) — P. Magnus, *Zur Morphologie der Sphacelarien.* (Festschrift d. Gesellschaft naturforsch. Freunde. Berlin, 1873.) — N. Pringsheim, *Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarien-Reihe.* (Abhandl. Ak. d. Wissenschaft. Berlin, 1873.) — Reinke, *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelarien.* (Bibliotheca botanica, Heft 23, 1891.)

(²) Strasburger, *Zellb. und Zellth.*, 3e édit., pp. 170, 268, pl. XIII, fig. 25-45.

de girofle sans les ratatiner. On arrive cependant à un résultat assez satisfaisant en opérant de la façon suivante. Les Algues, après avoir été colorées, sont lavées à l'eau et placées dans un liquide glycérique très dilué; on laisse ce liquide se concentrer petit à petit. De l'acide phénique pur est alors ajouté, cristal par cristal. De ce liquide, les Algues sont portées dans un mélange d'acide phénique et de xylol renfermant peu de xylol; on augmente doucement la dose de ce dernier, jusqu'à ce que l'on possède une solution dans laquelle le xylol soit en excès; enfin les rameaux sont placés dans une solution de baume dans le xylol. En laissant cette dernière solution s'évaporer à l'air, on obtient ainsi des préparations assez belles, mais ces réactifs ont cependant le tort de diminuer fortement la coloration nucléaire.

Le noyau se trouve suspendu au centre de la cellule par des cordons protoplasmiques; ces cordons anastomosés entre eux forment un réseau qui présente un aspect vacuoleux, écumeux.

Dans les phases précédant immédiatement la caryocinèse, se forment des deux côtés du noyau, aux pôles du fuseau futur, des agglomérations de protoplasme granuleux. Je ne suis pas parvenu à déceler dans ces amas, d'une façon nette, des corps que l'on puisse comparer à des centrosomes; leur existence est cependant fort probable (pl. II, fig. 1) (¹).

A une phase ultérieure, le noyau fortement gonflé présente en son intérieur des modifications; le nucléole si bien limité a disparu et est remplacé par des granulations éparses. En même temps, à l'intérieur de la membrane nucléaire encore existante, apparaît un système de fibrilles plus ou moins fusiforme; ces fils se réunissent à deux pôles opposés. Peu à peu ce fuseau s'accentue, les granulations très colorées, qui paraissent dériver uniquement du nucléole, se disposent à l'équateur, et la membrane nucléaire disparaît petit à petit. La figure caryocinétique est entourée d'une zone de proto-

---

(¹) Dans un travail récent (*Hist. Beiträge*, Heft IV, p. 54), Strasburger décrit et figure (pl. III, fig. 1-6) les centrosomes du *Sphacelaria scoparia*: ils sont plongés dans cet amas de protoplasme accumulé des deux côtés du noyau.

plasme granuleux (pl. III, fig. 24). Les corpuscules colorables se dirigent ensuite vers les pôles et s'y agglomèrent bientôt en deux masses ellipsoïdales allongées. Les noyaux se reconstituent et les fibrilles disparaissent. Une portion du protoplasme se dispose alors en stries qui partent d'au delà des noyaux et forment ainsi une espèce d'ellipsoïde de révolution.

Pendant toutes ces phases, la masse granuleuse est restée fort compacte aux deux extrémités opposées; elle paraît donc assez analogue à l' « archoplasma » des auteurs allemands.

La membrane ne prend pas immédiatement naissance après reconstitution complète des noyaux; souvent il se passe même assez bien de temps avant qu'une cloison divise la cellule. C'est par suite de ce fait que l'on observe fréquemment, chez les différentes espèces de ce groupe d'Algues, des cellules à deux noyaux.

Cette caryocinèse rappelle donc celle du noyau de *Spirogyra*. Les phénomènes décrits par Schewiakoff dans la division nucléaire de l'*Euglypha alveolata* (¹), sont aussi à comparer aux stades caryocinétiques des Sphacélariées.

Strasburger, qui a figuré différentes phases de division chez ces Algues, ne nous dit pas si la cloison se forme d'une façon centripète ou simultanément. Je n'ai pu suivre des formations de membranes sur le vivant; je ne puis donc dire si la fin de la division se fait comme chez le *Spirogyra*.

Nägeli est d'avis que la plaque de cellulose se constitue en une seule fois entre les deux noyaux; mais Meneghini nous représente la constitution de la membrane transverse comme se faisant petit à petit et apparaissant d'abord sous l'aspect d'un anneau qui occupe le pourtour du cylindre. La cloison s'étend alors de la périphérie vers le centre, laissant en ce point une communication jusqu'au moment où la membrane est complètement achevée. Geyler (²) refuse d'admettre cette solution de continuité existant

---

(¹) *Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata.* (Morphol. Jahrbuch, t. XIII.)

(²) Geyler, *loc. cit.*, p 488.

ainsi pendant un certain temps entre deux cellules voisines, parce qu'il ne l'a jamais remarquée. Si la manière de voir de Meneghini était exacte, les phénomènes observés dans les cellules des Sphacélariées seraient tout à fait comparables à ceux que nous voyons chez les *Spirogyra* (¹).

Les discussions résumées plus haut portent uniquement sur des membranes transverses, et celles-là se forment toujours dans les règles : elles s'attachent de part et d'autre sur une lame de cellulose plus ancienne, sont perpendiculaires en leurs points de contact, et planes.

Mais c'est dans la séparation des cellules initiales des rameaux que des cloisons à aspect oblique nous apparaissent, du moins en général; car, un rameau ayant terminé sa prolifération latérale peut ne plus donner naissance à des cellules initiales de rameaux, ou bien s'il a achevé sa croissance terminale, il divisera sa dernière cellule par des cloisons axiales donnant ainsi une espèce de dichotomie ou de trichotomie (²).

La cellule terminale en pleine voie de croissance a, en général, chez les espèces des genres *Halopteris*, *Stypocaulon*, la forme d'une massue. Considérons-la au moment où une cellule initiale de rameau latéral a été séparée et où, au niveau de cette ramification rejetée sur le côté, une membrane transverse a pris naissance. Un seul noyau se trouve alors dans la cellule terminale; il est allongé dans le sens de la hauteur de la cellule et retenu au centre par des cordons protoplasmiques.

Le noyau se divise probablement de la façon indiquée plus haut; nous n'avons pu suivre la division, car le contenu des cellules terminales est à ce moment très dense et se colore assez vivement par les réactifs qui mettent le noyau en évidence. A un moment donné, on trouve deux noyaux : un grand, occupant encore le centre de la

---

(¹) Pour Strasburger (*Hist. Beiträge*, loc. cit., p. 55), la plaque cellulosique ne se constitue pas comme chez le *Spirogyra;* elle naît en une seule fois au sein d'une lame de protoplasme.

(²) Pringsheim, *loc. cit.*, pl. I, fig. 3; pl. II, fig. 3; pl. IV, fig. 4-5.

cellule, et un plus petit, accolé à la paroi latérale, du côté opposé à celui où s'est formé le rameau précédent. Les deux noyaux sont reliés par un système de fibrilles; celles-ci partent d'au delà des noyaux filles et nous rappellent vaguement un phragmoplaste. La cloison qui prendra naissance entre ces deux noyaux aura donc naturellement une position oblique par rapport à l'axe du filament. Si l'on observe la jeune cloison dans une cellule encore munie de son protoplasme, les attaches sembleront en contradiction avec le principe de la section rectangulaire (pl. III, fig. 11).

Une fois la cloison terminée, le noyau qui est resté dans la cellule terminale se divise à nouveau et donne naissance vers le bas à un petit noyau, vers le haut à un plus grand. Une membrane se formera transversalement entre ces deux noyaux; elle sera plane et, par conséquent, s'attachera à angle droit sur le pourtour du cylindre. Dès lors, dans la cellule terminale, la même série de phénomènes se reproduira; il se constituera une cloison d'apparence oblique du côté opposé à celui où a pris naissance la membrane dont nous avons suivi la genèse. Ces cloisons ne se produisent cependant pas dans le même plan; la séparation d'initiales de rameaux se fait en suivant une hélice. Le rameau principal, muni de ses ramuscules primaires et secondaires, présente ainsi une apparence de torsion autour de l'axe.

Par suite de la croissance de la cellule terminale, la cellule initiale du rameau se trouve rapidement rejetée sur le côté. La lame de cellulose, primitivement d'aspect oblique, est maintenant presque en continuité avec la membrane externe de l'axe (pl. III, fig. 7).

Pour bien se rendre compte de la forme de la membrane et de la direction qu'elle présente à ses points d'attache, il faut que l'on prive la cellule de son contenu. Cela s'obtient assez facilement en faisant agir sur elle de l'eau de javelle; des préparations traitées de cette façon permettent de se rendre compte de l'inexactitude des dessins publiés jusqu'à ce jour. Si dans des fragments d'Algues éclaircis par ce procédé nous trouvons une cellule terminale dont le contour n'a pas été modifié, c'est-à-dire une cellule dont l'extrémité est encore bien arrondie, et que dans son intérieur il existe une cloison, nous verrons cette dernière s'attacher à angles droits à ses deux extrémités. La coupe optique du filament nous montrera seule l'attache rectangulaire de la membrane; et cela même ne se verra que pour des cloisons disposées exactement de profil.

Si la mise au point est différente et si la membrane n'est pas vue de cette façon, on obtiendra des figures dont les lignes limitantes ne sembleront pas en accord avec le principe de Sachs.

Examinons à cet effet la direction d'une lame d'eau de savon à laquelle on a fait prendre une forme assez analogue à celle de notre cloison. Pour en obtenir une pareille, il suffit de souffler une bulle dans un tube à bout arrondi (fig. 11, A, B), en ayant soin que la lame liquide ne s'attache pas au delà du centre du tube, car nous formerions alors une membrane ne se présentant pas dans les cellules des Sphacélariées, et, de plus, elle ne tarderait pas à se placer transversalement.

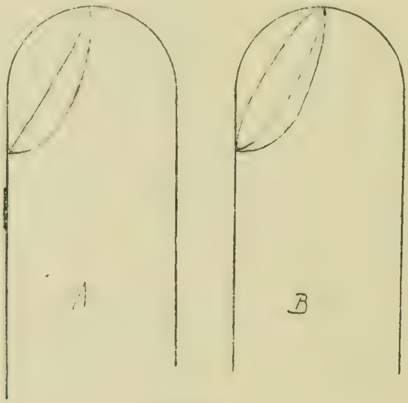


Fig. 11.

Dans une telle lame, on peut voir deux ou trois lignes, suivant la façon dont on place l'œil pour l'examiner. Pour une lame vue exactement de profil, on apercevra deux lignes. L'une, représentant la coupe médiane de la cloison, montre une attache rectangulaire sur la paroi supérieure et la paroi latérale du tube. L'autre est oblique et formée par la superposition optique de deux lignes : l'attache en avant et celle en arrière (fig. 11, A). Si l'on modifie le point de vue, on pourra voir les trois lignes, dont une seulement satisfait aux lois de la section rectangulaire. Elles se verront, de gauche à droite, dans l'ordre suivant : d'abord l'attache postérieure, puis l'antérieure, et enfin la ligne médiane (fig. 11, B).

En examinant donc des échantillons encore munis de protoplasme, l'unique ligne qui doive satisfaire aux lois ne sera pas visible, ou du moins le sera fort mal. L'attache de la cloison sur la paroi antérieure, c'est-à-dire celle qui est tournée vers l'observateur, sera seule visible. Cette ligne sera perpendiculaire ou à peu près vers le haut, dans la portion cellulaire arrondie, et assez fortement oblique là où elle s'appuie sur une paroi droite. C'est bien l'aspect présenté par les dessins consciencieusement faits; telles sont les figures des travaux de Pringsheim, Magnus, Reinke.

Il est de toute nécessité, pour se rendre compte de l'attache de la membrane, d'examiner des cellules terminales dont la forme en massue ne soit pas altérée, car peu de temps après la formation de la cloison latérale, une croissance se manifeste dans les deux cellules et en change ainsi complètement la forme. De droits qu'ils étaient, les angles supérieurs deviennent obtus; à la base de la membrane, au contraire, ils deviennent fortement aigus. La cellule terminale acquiert un développement plus considérable que celle qui s'en est récemment séparée; elle rejette ainsi sur le côté la cellule initiale du rameau. On peut facilement observer tous les stades de passage entre l'aspect présenté par la cellule terminale déjà divisée, mais ayant conservé la forme de massue, et l'aspect de cette même cellule une fois l'initiale du rameau totalement distincte (pl. III, fig. 11-12). La cellule latérale ayant ainsi augmenté de volume, va subir à son tour une segmentation; la cloison nouvelle s'appliquera d'un côté sur la partie supérieure de la membrane qui sépare le rameau de l'axe principal, et de l'autre, sur la paroi externe du rameau (pl. III, fig. 13).

Un examen attentif d'échantillons jeunes dans lesquels il n'y a pas encore eu de modification dans les contours cellulaires, montre nettement l'attache rectangulaire et la forte courbure de cette cloison. Cette courbure a pour effet de réaliser aux points de contact avec les cloisons externes des angles de 90°. La petite cellule ainsi séparée va, par des cloisons répétées, donner naissance aux poils que l'on rencontre à l'aisselle des rameaux de la plupart des Sphacélariées (pl. III, fig. 5*a*, 6*a*, 7*a*, 10*a*, 13*a*).

Le développement ultérieur de la cellule terminale de ce rameau latéral nous montre les mêmes phases que celui de la cellule terminale du rameau principal. Une cloison plane et perpendiculaire aux parois latérales apparaîtra au niveau du milieu de la portion de membrane séparant le rameau de la cellule dont il est issu (fig. 12*a*; pl. III, fig. 10*b*). Dans la partie inférieure de ce rameau, insérée comme nous l'avons vu sur le filament principal par un angle assez aigu, une cloison prend naissance. Celle-ci se forme souvent la première (pl. III, fig. 6*b*). Pour qu'une cloison satisfasse dans de telles circonstances à la règle de Sachs, il faudra qu'elle présente une forte courbure; c'est ce que l'on observe. J'ai reproduit cet état dans le dessin d'une coupe optique de rameau (pl. IV, fig. 5). Cette cloison n'est pas cependant constante, et l'on remarque souvent son absence.

La cellule terminale du rameau ainsi constituée peut alors se diviser par des cloisons d'aspect oblique, comme dans le rameau principal. Elle peut aussi continuer pendant un certain temps sa croissance, en allongeant simplement sa cellule, qui se divise par des cloisons transversales, sans donner naissance à des rameaux secondaires.

Les croquis ci-après représentent les transformations successives que subit la cellule terminale pour former un rameau.

Les cellules immédiatement inférieures à la terminale se divisent, en général, par des cloisons dirigées dans le sens de l'axe ou par des membranes transverses. La division nucléaire et cellulaire se fait de la façon que nous avons décrite plus haut.

Chez les *Halopteris* et les *Stypocaulon*, les cellules terminales du rameau principal et d'un petit nombre de rameaux latéraux se divisent par des cloisons d'aspect oblique; il n'en est pas tout à fait de même chez le *Cladostephus verticillatus* et chez le *Chaetopteris plumosa*.

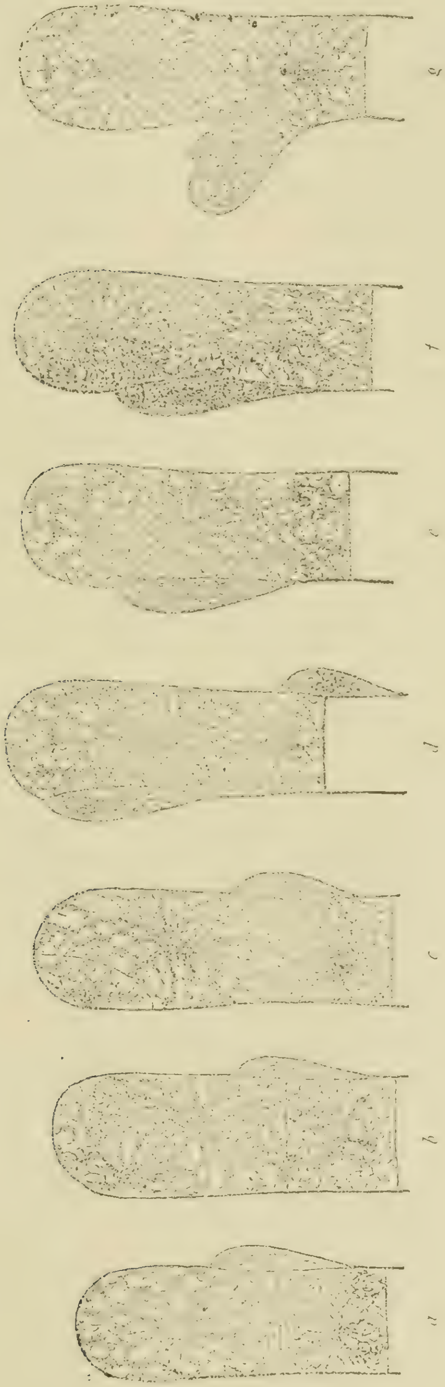


Fig. 12.

Chez le *Cladostephus verticillatus*, la cellule terminale du rameau principal se divise toujours par des cloisons transverses ; les cellules sous-terminales se divisent par des membranes longitudinales, et des cellules ainsi constituées naissent les rameaux. Ceux-ci ne présentent, pendant un certain temps, que des cloisons perpendiculaires à leur axe. Les cellules terminales de ces rameaux sont allongées et généralement en forme de massue. C'est dans ces cellules que des cloisons en apparence obliques peuvent prendre naissance, et Pringsheim en a figuré planche I, figure 3, et planche IV, figure 4-5 de son travail; elles apparaissent quand le rameau a fini sa croissance. Elles ne sont pas aussi obliques que dans les espèces des genres *Halopteris* et *Stypocaulon ;* aussi les auteurs qui les ont observées les ont-ils figurées à attache presque orthogonale. On peut d'ailleurs, en employant l'eau de javelle et en examinant des cellules dont le contour n'a pas été modifié, se rendre compte de l'attache rectangulaire de la nouvelle cloison sur l'ancienne (pl. IV, fig. 1).

Le rejet de la cellule latérale se fait dans les *Cladostephus* comme chez les espèces des deux genres examinés précédemment. Le rameau ainsi formé passe par les mêmes phases que le rameau primaire.

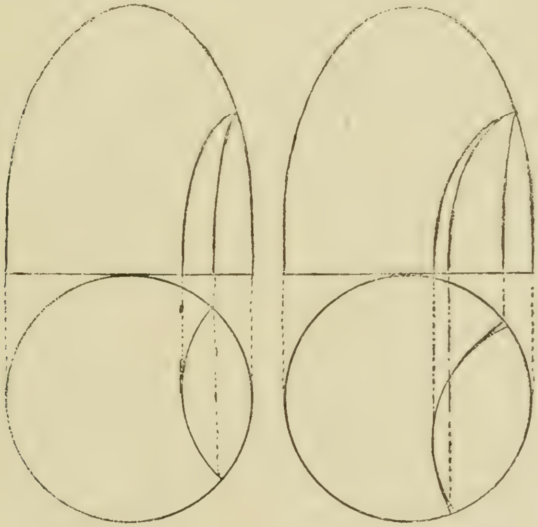
D'autres cloisonnements prennent parfois naissance, mais les membranes sont dirigées suivant les lois de la section rectangulaire.

Dans le *Chaetopteris plumosa*, la cloison qui limite une initiale du rameau secondaire est également bombée, et la nouvelle cellule n'occupe qu'un petit coin de la cellule terminale. Elle est fort vite refoulée sur le côté; le rameau qui en naît est généralement mince et constitué par une seule rangée de cellules (pl. IV, fig. 6-8). Comme chez le *Cladostephus verticillatus*, c'est d'une des cellules formées entre deux cloisons transverses, par des membranes longitudinales, que provient un rameau primaire.

Certains auteurs ont figuré avec une courbure marquée les cloisons des cellules des tissus de cette Algue; ces courbures n'existent probablement pas dans la nature; ce sont des accidents de préparation, ou bien elles sont dues à des pressions internes. J'en ai vu apparaître par la fixation.

Les cloisons destinées à séparer les cellules initiales des rameaux ne sont pas les seules qui puissent présenter un aspect oblique. Dans certaines espèces de Sphacélariées, chez l'*Halopteris filicina* par exemple, on trouve encore d'autres cellules délimitées par de pareilles membranes, ou du moins par des cloisons figurées comme interceptant entre elles des angles plus petits ou plus grands que l'angle de 90°.

Dans les cellules terminales des rameaux ne développant plus de branches latérales, il existe souvent des lames de cellulose qui s'attachent sur la base plane de la cellule et sur l'un des côtés; la cellule dans laquelle cette cloison prend naissance a la forme d'un demi-ellipsoïde. Cette cloison, suivant la manière dont nous l'examinerons, présentera également plusieurs lignes : celle que nous verrons en plaçant l'objectif au point pour la coupe optique (membrane vue de profil), passera par le centre et sera perpendiculaire aux deux cloisons sur lesquelles elle s'appuie. Les deux lignes d'attache formées par la jonction en avant et en arrière de la nou-



A Fig. 13. B

velle membrane avec l'ancienne, paraîtront plus ou moins obliques suivant l'angle sous lequel elles seront observées. A l'aide d'une bulle de savon que l'on souffle dans un récipient approprié, il est facile de reproduire l'aspect de cette membrane. On emploie à cet effet une cloche demi-ellipsoïdale en verre, percée à son sommet et présentant l'aspect figuré dans le schéma ci-dessus (fig. 13). Ce vase est placé avec la base large dans un cristallisoir rempli d'eau de savon; en soufflant une bulle de manière qu'elle s'applique d'un côté contre la paroi interne du vase, de l'autre sur la surface du liquide, on observera dans la lame liquide les différentes lignes dont nous avons parlé. Elles sont reproduites dans la figure 13 : en A les deux obliques se superposent, en B elles sont visibles toutes les deux.

Dans les cellules du rameau, entre deux cloisons horizontales, peuvent encore se produire d'autres cloisons. Celles ci s'attachent d'un côté sur la base de la cellule, de l'autre sur la paroi latérale; elles délimitent ainsi une cellule triangulaire en coupe optique. Avec un peu d'attention, on parvient à débrouiller assez facilement les lignes représentant cette cloison. On y reconnaît les trois lignes indiquées pour la cloison de même genre qui prend naissance dans une cellule terminale. Ici aussi l'étude d'une lamelle d'eau de savon de même aspect, que l'on obtient très aisément dans un cristallisoir, servira à nous rendre compte de la figure observée au microscope; la lame d'eau de savon est en tout semblable à la cloison cellulaire (pl. III, fig. 18).

Il est facile d'ailleurs de schématiser la façon dont se présentent les lignes dans une pareille membrane. Soit A'MA (fig. 14, I) le cercle de base du cylindre. La membrane s'attache en B et en C; elle devra donc coïncider avec la ligne BDC pour satisfaire au principe de Sachs.

Soit *abcd* le rectangle qui nous représente la coupe longitudinale de la cellule. Projetant la ligne BDC sur la base du rectangle, nous obtenons les points D' et C'; la ligne D'E sera la coupe médiane de la cloison. Les points B et C se confondent dans le schéma; ils nous permettent de construire la ligne C'E qui est la ligne d'attache latérale de la cloison (fig. 14, I). Si ces points ne se confondent pas, nous aurons au contraire le schéma suivant, qui nous montre les trois lignes et l'obliquité de deux d'entre elles au point E (fig. 14, II).

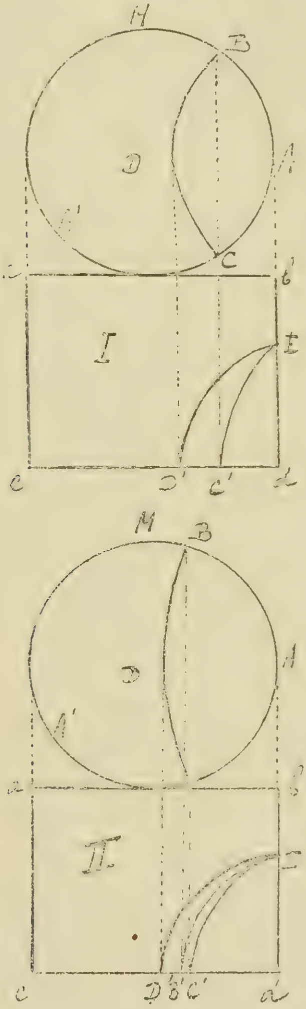

M
B
D
A
A'
a
C
b'
I
E
c
D'
C'
d
M
B
D
A
A'
a
b
II
E
c
D'B'C'
d

Fig. 14.

Si l'observation porte sur des cellules munies de protoplasme, ce seront les lignes B'E ou C'E qui se verront seules, la ligne D'E étant cachée. Sur des matériaux dont les cellules ont été privées de contenu, les lignes nous apparaîtront dans l'ordre suivant : C′E, D′E et B′E.

Lorsqu'une cloison vient à s'attacher sur cette membrane déjà courbée, la forme qu'elle devra revêtir sera plus difficile à saisir. Le même mode d'attache n'est pas réalisable en bulle de savon, car nous ne pouvons faire avec ce liquide des lames de rigidités différentes. Théoriquement on peut se rendre compte de sa direction ; le schéma que l'on peut en faire correspond bien à l'aspect de la membrane vue au microscope. La figure 15A correspond au premier schéma de plus haut (fig. 14, I) ; la figure 15B, au deuxième (fig. 14, II).

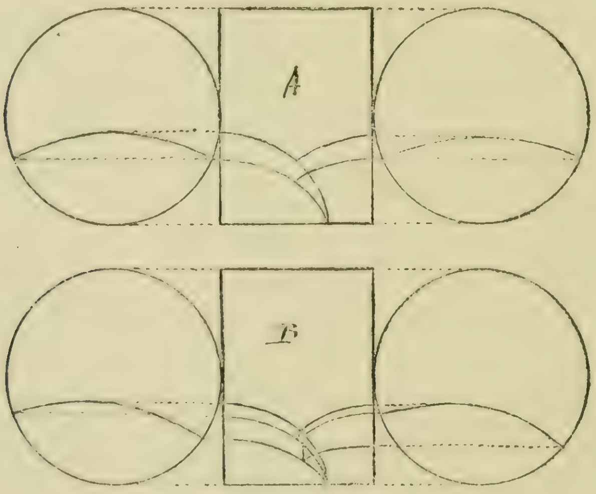


Fig. 15.

Les mêmes cellules peuvent aussi se diviser par des cloisons longitudinales ; ces membranes présentent souvent un aspect oblique. Examinées de près, elles possèdent des courbures qui permettent leur attache à angle droit contre les cloisons de la cellule dans laquelle elles ont pris naissance. Les attaches antérieures et postérieures présentent souvent des courbures dirigées en sens inverses.

Schématiquement nous pouvons représenter cet aspect par le rectangle A B C D figure 16. Si nous projetons les points *a*, *b*, *c*, *d* sur des cercles qui sont la base supérieure et la base inférieure du cylindre, nous formerons les lignes *a'd'* et *c'b'*. Leurs positions montrent qu'une certaine torsion doit exister dans la lame cellulosique.

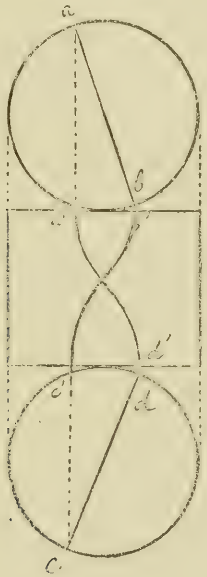


Fig. 16.

La ligne qui nous apparaît lorsque la mise au point est faite pour la partie postérieure du cylindre peut aussi ne pas se présenter doublement courbée, mais droite; cela ne modifie pas fortement le schéma, et diminue la torsion de la lame. On peut réaliser de pareilles lames d'eau de savon en les faisant s'attacher dans un cristallisoir cylindrique recouvert d'une lame de verre, et en tournant le couvercle du vase.

Si une double courbure, avec attaches rectangulaires, peut exister dans les membranes dirigées dans le sens de l'axe, il peut aussi se faire, mais plus rarement, que des cloisons transversales paraissent obliques ; mais pour satisfaire au principe de la section rectangulaire, elles prennent une forme analogue à celles des rhizoïdes des Mousses ou des Characées, mais avec une courbure bien moins marquée.

Les auteurs ont figuré aussi dans les cellules terminales plus ou moins paraboloïdes de ces Algues des cloisons transverses planes, qui ne peuvent s'attacher sur la cloison plus ancienne, si ce n'est en formant vers la pointe de l'organe des angles plus petits que l'angle de 90°. On s'assure aisément qu'une courbure existe en réalité et fait rentrer cette cloison dans le type ordinaire; elle est donc analogue à celle des spores du *Pellia calycina* (fig. 8). D'autres fois encore, la cellule terminale peut se diviser par une cloison dirigée dans le sens de la longueur du filament, et passant par l'axe de la cellule. Cette lame est alors plane et ses points d'attache se verront partout à 90°, pourvu qu'elle soit observée de profil.

Fucus.

(Pl. II, fig. 40-44)

Dans les différents tissus des *Fucus* se rencontrent également des membranes figurées obliques par les auteurs. Cet aspect a surtout été représenté dans les rhizoïdes. Il ne m'a pas été possible de suivre des germinations, ni d'étudier d'une façon assez approfondie la genèse de ces membranes, mais dans tous les cas où j'ai pu les observer, elles présentaient une double courbure. Celle-ci amenait une attache rectangulaire de la nouvelle cloison sur l'ancienne. Les figures de ces cloisons, que nous trouvons dans les *Études phycologiques* de Thuret et Bornet, quoique n'ayant pas été faites dans le but d'illustrer le principe de Sachs, montrent à l'évidence l'existence d'une courbure (¹).

Les paraphyses qui accompagnent les organes fructifères sont

(¹) *Études phycologiques*. Paris, 1878, pl. XIV, fig. 23.

cloisonnées parfois par des membranes exceptionnelles; mais, malgré leurs formes, elles suivent les règles de l'attache rectangulaire. En général, les paraphyses sont dressées et, tout en se ramifiant, elles se divisent uniquement par des cloisons perpendiculaires à leur axe ; mais on observe parfois des membranes à double courbure, rappelant tout à fait celles dont nous avons suivi la formation dans les rhizoïdes des Mousses. Elles se disposent dans le sens longitudinal du filament, s'appuyant sur les cloisons transverses, dédoublant sur leur longueur les cellules primitives. Des membranes divisent parfois aussi les cellules en biais, en s'attachant sur les côtés (en coupe optique), comme on peut le voir dans les figures 42 et 44 de notre planche II. Ces figures font voir la double courbure sans laquelle l'attache rectangulaire serait impossible.

Lorsque les cloisons sont destinées à séparer un rameau, elles s'attachent d'un côté à une membrane transverse, de l'autre à la paroi latérale, ou des deux côtés à la même paroi latérale. Il n'est pas difficile de concevoir que, pour suivre les règles, elles devront présenter des courbures soit simples, soit doubles, comme celles que l'on peut reproduire avec des lames d'eau de savon, soit dans des schémas en fil de fer, soit dans des tubes de verre.

Les cellules dans lesquelles ces membranes ont été observées étaient probablement pathologiques, car en général les filaments neutres du conceptacle des *Fucus* sont formés de cellules cylindriques, tandis qu'elles étaient renflées et de forme souvent irrégulière dans les paraphyses que nous avons pu étudier.

Ectocarpus

(Pl. II, fig. 34-39.)

Dans les filaments d'*Ectocarpus*, on rencontre des membranes qui, au premier aspect, sont obliques; elles s'insèrent sur d'autres membranes courbes, et paraissent faire avec celles-ci des angles aigus. Cela se remarque fréquemment dans les rameaux, suivant que la cloison s'est développée au niveau même de la hernie ou dans la cellule du filament principal. Si elle s'est constituée à la base du renflement, elle apparaîtra fortement courbée en verre de montre, et aura un aspect analogue à celui d'une lame liquide mince, formée à la base du goulot d'une bouteille, comme le fait voir le croquis (fig. 17).

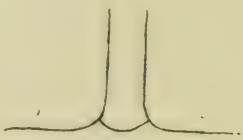


Fig. 17.

Si la cloison s'est constituée dans l'intérieur de la cellule, elle pourra présenter une double courbure, comme le montre la figure 38 de la planche II. On peut également observer chez les *Ectocarpus* des membranes divisant les cellules dans le sens de la longueur des filaments et se présentant alors sous la forme que nous avons rencontrée pour les filaments stériles des conceptacles de *Fucus*.

Dans la production des rhizoïdes et des rameaux végétatifs, les mêmes aspects se présentent; ces deux portions de la plante, morphologiquement différentes, sont à leur origine tout à fait identiques. Pour bien observer les courbures dans les cloisons de ces Algues, il est bon de dissoudre leur contenu cellulaire; on peut pour cela employer l'eau de javelle, soit directement, soit après fixation par l'alcool.

Taonia atomaria.

(Pl. IV, fig. 24-35).

Parmi les tissus d'Algues que les auteurs ont encore figurés comme cloisonnés par des membranes obliques, il faut citer le *Taonia atomaria*. Si nous examinons, en effet, les figures classiques que Reinke a données dans son travail sur les Dictyotacées du golfe de Naples (¹), nous y voyons soit au bord du thalle, soit vers

---

(¹) *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfs von Neapel.* (Nova Acta d. k. Leop.-Carol. Deutsch. Ak. der Naturforsch., Bd XI, n. 1, pl. IV.)

l'intérieur, des cloisons qui ne sont nullement en harmonie avec le principe de la section rectangulaire.

L'examen de la plante fraîche comme celui d'échantillons fixés montre, quant aux cloisons, l'aspect représenté dans les figures de Reinke; elle sont fortement obliques. Si l'on colore les matériaux par la picronigrosine ou le carmin, après fixation par l'alcool ou l'acide chromoacétique, on observe un noyau dans chacune des cellules du thalle. A l'intérieur de celui-ci se trouve un nucléole fortement coloré. En faisant de cette Algue des préparations au baume de Canada, au moyen de la méthode que nous avons indiquée pour les Sphacélariées, les cloisons cellulaires présentent toujours le même aspect. L'eau de javelle est le meilleur moyen pour éclaircir la préparation; en montant ensuite les fragments de l'Algue dans la glycérine, on se rendra très bien compte de l'agencement des cellules. Les cloisons d'aspect oblique sont courbées et non planes; ces courbures ont pour effet de permettre des attaches rectangulaires, qui ne pourraient se produire si les membranes étaient planes, comme elles ont été figurées.

La croissance particulière de cette espèce fera comprendre comment se forment les cloisons dessinées par Reinke.

Le *Taonia* est constitué par un thalle aplati, se ramifiant plus ou moins; l'accroissement du thalle se fait surtout par la périphérie. Au milieu de la couche cellulaire qui forme la zone d'accroissement ne se voient presque jamais de cloisons obliques; les cellules sont disposées en files longitudinales, placées côte à côte; elles se divisent en général dans le sens perpendiculaire à leur longueur. Cette croissance ne pourrait qu'augmenter la longueur du thalle et non sa largeur; la ramification de l'Algue ne s'observerait donc pas si ce mode de multiplication cellulaire existait seul. Pour augmenter le diamètre, il faut une croissance intercalaire, se produisant dans le sens de la largeur. A cet effet, des divisions longitudinales se forment dans les cellules périphériques; mais les cloisons nouvelles ne vont pas s'attacher contre la paroi basilaire des cellules qu'elles divisent : elles se forment entre la paroi supérieure et la paroi latérale, comme Reinke l'a figuré dans la planche IV, figure 17 de son travail. Pour que la disposition de ces lames soit conforme à la loi de la section rectangulaire, elles devront être courbées et présenteront dès lors un aspect analogue à celui d'une lame d'eau de savon formée dans les mêmes circonstances. On observe facilement cette disposition, et les dessins ci-joints montrent les courbures qui siègent dans les membranes (pl. IV, fig. 31-32).

Au lieu d'une simple courbure, comme cela se voit très fréquemment dans les parties périphériques encore en pleine voie de division, les cloisons peuvent se disposer en S, comme celles que nous avons déjà vues se constituer, dans des cas analogues, chez d'autres organismes. Cette forme en semelle, très fréquente dans les cellules des parties du thalle qui se trouvent vers les découpures marginales, se comprend fort bien si l'on considère les courbures des membranes sur lesquelles les cloisons nouvelles doivent s'attacher (pl. IV, fig. 28).

Pour se rendre compte de l'aspect exact présenté par les cloisons de ces Algues, il suffira de jeter un coup d'œil comparativement sur les quelques dessins que j'ai tracés (pl. IV) et sur les planches du travail de Reinke.

Dans les cellules de l'intérieur du thalle, subissant quelquefois des bipartitions pendant assez longtemps encore, on remarque des cloisons que l'on pourrait croire obliques; mais un examen attentif fait vite apercevoir la double courbure permettant à la membrane d'attacher son pourtour rectangulairement contre les parois de la cellule dans laquelle elle a pris naissance.

Toutes les transitions entre la membrane droite et celle à double courbure très marquée pourront s'observer dans un même fragment de thalle.

Dans les jeunes thalles de cette espèce, Reinke figure également (fig. 10 et 15) les cloisons obliques, et il attire spécialement l'attention sur ces membranes (¹). Je ne sais si ces cas peuvent être considérés comme des exceptions. Je ne les ai pas observées moi-même, n'ayant point eu à ma disposition des germinations de *Taonia*. Je suis porté à croire que ces cloisons, étudiées sur des

---

(¹) *Lehrbuch d. allgemeinen Botanik.* Berlin, 1880, p. 123, fig. 86.

tissus dont les cellules auront été privées de leur contenu, montreront les courbures nécessaires pour permettre une attache rectangulaire. Déjà, dans les figures 12 et 14 de Reinke, nous voyons des membranes dont la forme se rapproche sensiblement de celle qu'elles devraient présenter pour suivre la règle de Sachs.

La membrane cellulaire, lors de sa genèse, possède une tension inférieure à celle de la cloison sur laquelle elle s'attache; cette différence permet de lui appliquer les principes qui régissent l'attache des lames liquides sur des parois rigides. Mais, en vieillissant, elle acquerra une tension de plus en plus forte, et cette tension aura naturellement pour effet d'exercer peu à peu une traction sur la cloison ancienne. Cela se remarque facilement dans les tissus du *Taonia atomaria;* c'est par une traction analogue que, dans les cellules récemment divisées, les membranes nouvelles tirent sur les parois cellulaires plus anciennes, de façon à présenter au bout de peu de temps, au lieu de cloisons se rencontrant à angles droits, des intersections de 120° environ. La paroi de la cellule voisine est tirée vers l'intérieur de la cellule où s'est constituée une membrane nouvelle, à l'endroit où s'attache cette cloison (pl. IV, fig. 26). Si à l'intérieur du thalle deux lames de cellulose se sont formées à peu près au même niveau dans deux cellules contiguës, les tractions exercées par ces deux cloisons suffiront à dédoubler la paroi cellulaire en deux lamelles. Celles-ci seront tirées chacune d'un côté, de façon à laisser entre elles un méat intercellulaire (pl. IV, fig. 26*a*).

Dictyopteris polypodioïdes.

(Pl. IV, fig 28-29.)

Chez le *Dictyopteris polypodioïdes*, Algue voisine du *Taonia atomaria*, étudiée aussi par Reinke (1), nous trouvons, d'après les dessins de l'auteur, certaines cloisons dont l'attache paraît se faire sous des angles différents de ceux qu'exige la règle de Sachs.

---

(1) Reinke, *Entwicklungsgeschichtl. Unters.*, pl. VI.

Le *Dictyopteris* possède également une zone de croissance située au pourtour de son thalle. Mais, dans cette zone, les cellules, au lieu de se diviser par des cloisons incurvées s'attachant sur les parois latérales et supérieures des cellules, se divisent longitudinalement ou par des membranes transverses. Les figures données par Reinke répondent bien à cet aspect présenté par l'extrémité du thalle du *Dictyopteris;* on ne remarque jamais dans les cellules de bordure de cloisons d'apparence oblique.

C'est à l'intérieur du thalle et dans les portions périphériques déjà assez éloignées des points végétatifs que se trouvent les cloisons en apparence obliques. Un examen minutieux montre cependant que loin de constituer une exception au principe de Sachs, elles présentent des courbures. Celles-ci amènent les nouvelles membranes à s'attacher sur celles qui sont plus anciennes, de manière à former des angles de 90°. Comme chez le *Taonia*, nous trouvons des cloisons à une seule courbure et d'àutres dont la surface est doublement incurvée; ces courbures dépendent de la direction des nouvelles membranes.

Les poils très nombreux qui garnissent le thalle du *Taonia* prennent naissance de certaines cellules périphériques, et se divisent toujours par des lames de cellulose transverses perpendiculaires à leur axe.

Dictyota dichotoma.

(Pl. IV, fig. 16-23.)

La division de la cellule terminale de cette Algue a lieu, d'après tous les auteurs, par une cloison qui s'applique obliquement sur la paroi interne de la cellule mère.

Parmi les figures classiques reproduisant l'aspect que nous venons d'indiquer, il faut citer celles de Nägeli, publiées dans ses *Neuere Algensysteme*, et celles de Reinke (¹). Ces dessins ont

---

(¹) NAEGELI, *Die neuere Algensysteme*. Zürich, 1847, pl. V, fig. 12-16. — REINKE, *Entwicklungeschichtl. Unters.*, pl. I et II; *Lehrbuch*, p. 115, fig. 76.

été reproduits depuis dans la plupart des traités généraux de botanique, et quelques-uns d'entre eux servent d'exemple typique de dichotomie.

On ne peut se faire une idée de la forme de la cellule terminale de cette Algue, ni de celles qui en dérivent, si l'on étudie la plante telle quelle; son contenu cellulaire très compact empêche de se rendre compte des courbures présentées par les membranes. Les préparations obtenues après fixation à l'alcool, coloration au carmin et passage au baume en suivant la méthode décrite plus haut, sont déjà préférables. Le meilleur procédé pour observer la forme des cloisons chez le *Dictyota* est celui que nous avons déjà indiqué plusieurs fois. Après avoir laissé séjourner pendant quelque temps des fragments de tissus de cette Algue dans l'eau de javelle, on pourra les étudier soit dans l'eau, soit dans la glycérine. Si l'éclaircissement a été trop considérable, il faudra traiter la préparation par la méthode de Van Tieghem et Douliot (1), c'est-à-dire successivement par des solutions de tanin et de sel de fer; les membranes seront alors beaucoup mieux visibles.

Chez le *Dictyota*, la ramification se fait, comme le nom spécifique l'indique, par une véritable dichotomie : la cellule terminale se divise en deux par une cloison longitudinale axiale, chaque cellule ainsi constituée devenant la cellule terminale d'une ramification. Avant cette dichotomie, la cloison inférieure de la cellule terminale présente le même aspect qu'une lame d'eau de savon appliquée contre la paroi interne d'un récipient à paroi bombée, un ballon à fond rond, par exemple. Cette cloison est donc courbée en verre de montre. On confond facilement la coupe optique de cette membrane avec la circonférence d'attache de la cloison : si la mise au point est faite pour la partie extérieure de l'Algue, la ligne d'attache se verra d'abord; celle-ci ne pourra former avec la paroi un angle de 90°, comme le montre une bulle d'eau de savon ou la ligne médiane du croquis ci-après (fig. 18).

---

(1) Voyez Van Tieghem et Douliot, *Origine des membres endogènes*. Paris, 1889, p. 5.

Un ballon ne peut guère schématiser complètement l'extrémité du thalle des *Dictyota*. Celle-ci, en effet, est plus aplatie, présentant en coupe une forme elliptique; les deux lignes qui apparaîtront successivement seront donc courbées; la première ne sera pas droite comme celle que l'on observerait pour une lame de savon appliquée contre le fond d'un ballon.

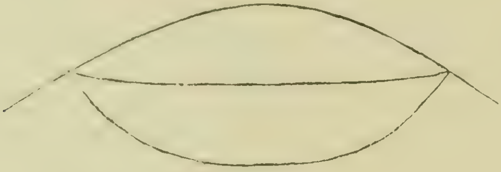


Fig 18.

Si l'on examine des extrémités soit à l'état frais, soit fixées, mais dont le contenu cellulaire n'a pas été enlevé, l'attache sur le pourtour de la cellule sera seule visible; la coupe optique de la cellule terminale biconvexe sera cachée par la cellule voisine dont la forme est comparable à une lentille concave-convexe (pl. IV, fig. 21, 22).

Très souvent on trouve ainsi chez le *Dictyota* deux cloisons en verre de montre, situées l'une sous l'autre à une faible distance, comme le montrent les dessins de la planche IV (fig. 20-22). Des

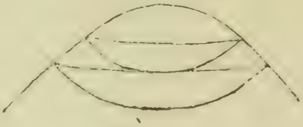


Fig. 19.

figures pareilles peuvent se réaliser avec des lames d'eau de savon dans un ballon à fond rond (voir fig. 38). Des calottes se séparent ainsi successivement de la cellule terminale; à un certain moment, une cloison perpendiculaire divise alors celle-ci, et donne naissance à la dichotomie. Dans les deux cellules ainsi constituées apparaissent ensuite des cloisons qui s'attachent contre la paroi nouvelle et contre la paroi externe (pl. V, fig. 15), comme l'indiquent les dessins de Nägeli. Chacune de ces membranes ne se présente pas tout à fait telle que le figure Nägeli : l'insertion n'est pas oblique, mais bien semblable à celle d'une lame d'eau de savon, c'est-à-dire que la coupe optique de la cloison est disposée à angles droits en ses points d'attache.

Pour satisfaire au principe de la section rectangulaire, il peut se présenter dans la cloison différentes courbures. Ou bien la membrane se place directement à angle droit n'ayant qu'une seule courbure (fig. 20, A); on réalisera cet aspect en bulle d'eau de savon en faisant s'attacher une lame liquide dans le fond d'un vase conique. Ou bien la cloison présentera une courbure en S (fig. 20, B), qui se voit presque toujours dans les *Dictyota*. Cette courbure n'est pas réalisable en bulle de savon ; elle est sans doute due à des pressions internes, celles-ci agissant avec plus de facilité sur la paroi jeune que sur la paroi externe très épaisse de la cellule.

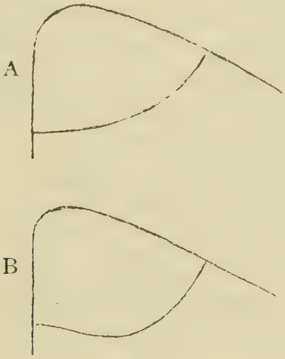


Fig. 20.

Les deux cloisons qui se forment vis-à-vis l'une de l'autre ne viennent pas s'attacher tout à fait au même point : l'une se place un peu au-dessus de l'autre. Lorsque ces membranes vieillissent, elles exercent sur les cloisons plus anciennes des tractions assez énergiques, qui s'observent fort bien. Le résultat est de donner à la cloison longitudinale l'aspect d'une ligne brisée ; cette ligne présente alternativement ses angles d'un côté et de l'autre de la partie médiane du thalle (pl. IV, fig. 18, 19). Dans les deux cellules issues de la bipartition de la cellule terminale, la division peut se faire d'une autre manière encore : au lieu de s'attacher sur la partie médiane, les membranes peuvent s'appliquer par leurs deux extrémités (coupe optique) sur la paroi terminale, et séparer ainsi à nouveau des cellules lenticulaires biconvexes (pl. IV, fig. 19).

On observe — et cela fréquemment lorsqu'une dichotomie se prépare — des points végétatifs déprimés, comme celui que figure Reinke (pl. I, fig. 5). Comme pour les autres cellules terminales passées en revue, les cloisons s'attachent rectangulairement et sont par conséquent beaucoup plus bombées que celles dont nous trouvons les dessins dans les travaux de Reinke. Les figures 9 et 10 de la même planche ne me semblent pas rendre l'aspect réel ; elles devraient se présenter sous des aspects que nous avons essayé de reproduire dans les différents dessins de la planche IV. Le thalle des *Dictyota*, examiné dans son ensemble avec un assez faible grossissement, montre fort bien les trajectoires orthogonales ; les anticlines surtout sont très nettes.

Pour les cellules internes du thalle, on aperçoit et on a figuré des membranes qui, à première vue, paraissent obliques. Cependant, une observation attentive fait vite remarquer qu'ici, comme pour les cas signalés antérieurement, nous ne trouvons pas d'attaches de cloisons jeunes se faisant sous un angle différent de l'angle droit. Il se manifeste dans ces cloisons des courbures ayant pour effet de permettre aux lames de cellulose de s'attacher suivant le principe de la section rectangulaire. Dans les cellules profondes du thalle qui se sont divisées depuis quelque temps, on constate la traction exercée par la membrane nouvelle sur l'ancienne ; au fur et à mesure que la tension augmente dans la lamelle récente, les angles augmenteront : lorsque l'équilibre de tension est atteint, les angles interceptés mesurent environ 120° (pl. IV, fig. 16, 17).

Les cellules en voie de division active possèdent des noyaux assez volumineux, facilement colorables par le carmin. Ces noyaux sont constitués, comme chez beaucoup d'Algues, par une masse fondamentale, qui ne retient presque pas la matière colorante, et par un nucléole très avide du colorant. Comme dans la plupart des cellules dont la division est inégale, le noyau supérieur (cellule terminale) est beaucoup plus grand que l'inférieur. Je n'ai pu suivre une division ni en voir les différentes phases; je ne sais donc si elle se fait caryocinétiquement et s'il y a une répartition inégale de nucléine dans les deux noyaux issus de la division. J'ai représenté dans certains dessins la différence de grandeur des deux noyaux, en supprimant le protoplasme, de manière à pouvoir les délimiter plus nettement (pl. IV, fig. 19).

Dans le thalle du *Padina pavonia*, Reinke figure des cellules terminales analogues de forme à celles du *Dictyota* (¹). Je n'ai pu étudier cette espèce à ses différents stades de développement; j'ignore si ses cloisons, comme celles du *Dictyota*, suivent la loi de l'attache rectangulaire.

Les dessins de *Zonaria parvula*, publiés dans le même travail de Reinke et dans son *Lehrbuch*, montrent aussi des cloisons obliques. Mais il faut faire remarquer ici que les dessins de la planche VI, figure 2 (²), par exemple, et figure 87, page 124 du Traité, tout en étant semblables, ne sont pas complètement identiques. Dans cette dernière figure, en effet, les lignes *a* et *b*, qui sont des cloisons à aspect oblique, sont sans doute rectangulairement disposées. Dans la figure des *Nova Acta*, *a* n'existe pas et la cloison *b* a une attache beaucoup plus oblique. Une étude attentive de ces membranes fera fort probablement voir leur attache rectangulaire et leur concordance complète avec le principe de Sachs.

(¹) Reinke, *loc. cit.*, pl. III, fig. 5 et 6.
(²) Ibid., *loc. cit.*, pl. VI, fig. 2.

FLORIDÉES.

Les *Floridées* présentent aussi des exceptions apparentes; beaucoup d'auteurs ont dessiné soit la cellule terminale, soit celles qui donneront naissance à des rameaux, comme terminées inférieurement par des membranes à attache oblique. Il est cependant aisé de se rendre compte de l'inexactitude de ces figures; déjà dans les filaments vivants on voit la membrane se courber en son centre de façon à venir s'attacher, suivant les règles, à ses deux extrémités. La plasmolyse ou l'eau de javelle sera d'ailleurs ici d'un puissant secours pour s'assurer de la forme des cloisons.

On voit ainsi facilement, pour le *Ptilota elegans*, dont j'ai eu l'occasion d'examiner des matériaux frais, que les figures données par Pringsheim dans ses « Beiträge zur Morphologie der Meeres-Algen », et qui semblent faire exception à la règle de Sachs, ne sont pas tout à fait exactes. Pour satisfaire à la loi, il faut non pas que les cloisons s'attachent, comme les dessins de Pringsheim semblent l'indiquer, d'un côté à l'angle formé par la ramification avec le rameau principal (¹), mais bien contre la paroi transverse supérieure de la cellule mère du rameau, comme je l'ai indiqué dans les planches jointes à ce mémoire. C'est par suite d'un phénomène secondaire de croissance que le rameau paraît soudé en partie le long du filament principal et séparé de celui-ci par une cloison oblique (pl. V, fig. 33).

Nitophyllum punctatum.

(Pl. IV, fig. 36-46.)

Le *Nitophyllum punctatum* nous présente dans ses cellules végétatives des cloisons paraissant, à première vue, constituer des exceptions complètes à la règle de l'attache rectangulaire. Cepen-

---

(¹) *Beiträge zur Morphologie der Meeres-Algen*, in *Abhandl. d. k. Ak. d. Wissensch.* Berlin, 1861, pl. VIII, fig. 2.

dant certains auteurs ont, sans attirer l'attention sur ce fait, vu assez bien les points d'attache et, par suite, la forme réelle de ces cellules terminales. Parmi les meilleures figures, il faut citer celles que Reinke a publiées dans son « Lehrbuch (¹) ».

Cette Floridée présente par-ci par-là au bord de son thalle, en général, au milieu de petites élevures, des cellules terminales. Elles varient beaucoup d'aspect suivant que l'on examine la plante munie de son contenu protoplasmique ou après l'en avoir privée. Pour se rendre un compte exact de la forme cellulaire, il est nécessaire d'enlever le protoplasme. L'action de l'eau de javelle doit être, autant que possible, suivie sous le microscope et arrêtée au moment où tout le protoplasme des cellules voisines de la terminale n'est pas encore dissous; si l'eau de javelle agit trop longtemps, la préparation devient trop transparente et ne peut plus servir à démontrer nettement la courbure de la membrane.

Dans un fragment de thalle fixé par l'alcool et examiné dans la glycérine, on apercevra la cellule terminale entourée de zones disposées comme les anticlines de Sachs. La cellule terminale elle-même nous apparaît ou bien sous la forme d'un polygone dont le large côté forme la paroi externe du thalle, et qui se trouve limité vers l'intérieur de celui-ci par trois ou quatre autres cloisons; ou bien elle est lenticulaire, convexe ou biconvexe peu épaisse, comme le montrent nos dessins.

En faisant agir un dissolvant du protoplasme sur des échantillons analogues, cet aspect s'évanouira, et la cloison, vue en coupe optique, sera comparable à une bulle d'eau de savon, s'appliquant sur une paroi courbe. On pourrait prendre pour une cloison la ligne d'attache de la membrane. Parfois même la cellule terminale

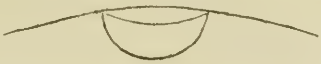


FIG. 21.

(¹) REINKE, *Lehrbuch*, p. 172, fig. 124.

paraît divisée par une cloison oblique s'attachant à la paroi extérieure, comme l'a figurée Reinke; mais par un examen plus attentif, on reconnaît que cette cloison est le résultat d'une division faite à l'extérieur dans une cellule issue d'une division antérieure de la cellule terminale.

Les quelques croquis ci-joints (pl. IV, fig. 36-40), mieux que les descriptions, feront comprendre la disposition des membranes et la concordance de leurs formes avec les lois de la tension superficielle.

Un autre genre de cloisons, conduisant à la constitution d'une nouvelle cellule terminale, peut encore se présenter. La cloison qui sépare la cellule s'applique d'un côté contre la paroi externe du thalle, de l'autre contre une des parois en verre de montre, et cela toujours en formant en ces points des attaches rectangulaires. Ces angles ne se présentent à 90° que si l'on peut observer une coupe très médiane de la cellule délimitée par cette cloison; étudiées sur des échantillons dont le contenu protoplasmique n'a pas été enlevé, les parois paraîtront toujours plus ou moins obliques.

Dans les planches qui accompagnent le travail de Wille (¹), nous voyons figurer, pour le *Rhodophyllis bifida*, un mode de division cellulaire rappelant celle des *Taonia atomaria;* ici aussi une étude attentive fera sans doute voir une attache rectangulaire de la portion inférieure de ces cloisons.

La même observation doit s'appliquer fort probablement à la plupart des cellules terminales des *Floridées;* nous trouvons, en effet, dans presque tous les dessins, des cloisons planes. Elles sont disposées comme des cordes parallèles qui couperaient des segments d'un cercle. Suivant la mise au point, ce sera ou la ligne de soudure de la cloison à la paroi, ou sa coupe optique, qui, elle, est à attache rectangulaire, qui sera visible. Cette cloison, en effet, est courbe avec sa concavité dirigée vers le sommet du thalle.

(¹) *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einiger Florideen,* in *Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Deutsch. Ak. der Naturforsch.*, 1887, pl. IV, fig. 38

C'est sans aucun doute la ligne d'attache contre la paroi qui est généralement figurée.

On peut reproduire l'aspect de ces cloisons assez facilement, en formant une lamelle d'eau de savon près du fond d'un tube à réactif, qui, dans sa forme générale, rappelle celle des extrémités des rameaux de beaucoup de *Floridées* (fig. 22).

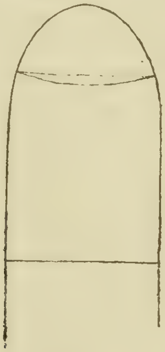


Fig. 22.

L'eau de javelle est, ici aussi, un excellent auxiliaire pour étudier la véritable forme de ces membranes; en examinant des tissus dont les cellules sont encore munies de leur contenu, le protoplasme de la cellule inférieure empêche de se rendre compte de la courbure, comme le montrent les extrémités des rameaux des *Ceramium*.

Les cellules terminales marginales des *Rhodophyllis*, *Rhizophyllis*, rentrent sans doute dans les règles, mais je n'ai pu les étudier suffisamment sur des matériaux bien fixés.

Delesseria Hypoglossum.

L'extrémité du thalle du *Delesseria Hypoglossum*, telle qu'elle est figurée par Reinke, présente des cloisons à première vue tout à fait exceptionnelles (¹). Berthold a repris l'étude de cette Algue,

---

(¹) Reinke, *Lehrbuch*, p. 118, fig. 79.

et conclut également à la présence de cloisons obliques; il compare les cellules terminales du *Delesseria* à celles que l'on trouve dans les *Dictyota* (1). Nous avons vu, en effet, chez cette dernière Algue, des cloisons semblant présenter une attache oblique, mais ce n'est qu'une apparence. Je n'ai pu examiner des matériaux vivants de *Delesseria*, ni des échantillons fixés; j'ai fait quelques observations naturellement très sommaires sur des échantillons d'herbier.

Lorsque l'on traite de pareils matériaux par l'acide lactique, surtout en faisant agir la chaleur, on obtient des préparations rappelant beaucoup ce que l'on doit voir sur des fragments pris directement à la plante vivante. On ne peut cependant tirer de l'examen de ces échantillons des conclusions définitives (2).

Reinke et Berthold figurent une cellule terminale limitée à sa partie inférieure par une cloison s'attachant à la périphérie sous un angle plus petit que l'angle droit. Cette membrane n'est nullement ainsi disposée. La rencontre en coupe optique est bien rectangulaire; la ligne dessinée par ces deux auteurs est à coup sûr la ligne d'attache de la membrane sur le pourtour. Quand l'Algue a été traitée par l'acide lactique à chaud ou par l'eau de javelle, les deux lignes apparaissent successivement.

Les cellules du *Delesseria* sont donc bien comparables à celles du *Dictyota*, mais elles ne constituent ni les unes ni les autres des exceptions à la règle de l'attache rectangulaire des membranes, comme le croyaient Reinke et Berthold.

Quant aux cloisons qui se forment sur les côtés du thalle, placées dans les « randständige Scheitelzellen » de Berthold, cloisons que Reinke a figurées dans un schéma reproduit ici (fig. 23), la ligne *ut*, c'est-à-dire la cloison nouvelle, ne semble pas représenter ce que l'on voit quand on examine soigneusement ces cellules. En effet, en coupe perpendiculaire à son axe, le thalle de cette Algue doit avoir la forme d'une ellipse très allongée, et l'ensemble de l'Algue de sa partie moyenne jusque vers la pointe, doit être représenté dès lors par un cône à base elliptique. Les angles A et B ne peuvent donc être droits, comme les figure Reinke, si ce n'est à condition que les cloisons supérieures et inférieures des cellules de bordure soient perpendiculaires à la ligne AB, cette dernière étant la limite du thalle. Or, cela ne s'observe pas dans la plupart des « Randzellen » de la figure que Reinke nous donne à la page 118 de son Traité. Les angles droits existent cependant. En examinant avec soin une extrémité de *Delesseria*, on verra, même à une certaine profondeur dans le thalle, les cloisons encore très nettement perpendiculaires à la ligne périphérique. Elles ne peuvent donc se présenter comme cela est figuré dans le dessin de Reinke, mais bien comme le montre la belle figure du travail de Berthold (pl. VI, fig. 3).

---

(1) Berthold, *loc. cit.*, pl. VI, fig 3.

(2) Cfr. Lagerheim, in *Hedwigia*, 1888; Id., in Morot, *Journal de Botanique*, 1888, p. 448.

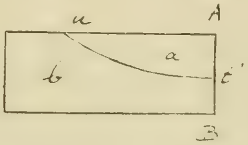


Fig. 23.

D'après ce schéma (fig. 23), il est facile de se faire une idée de la direction de la membrane, et, même dans des échantillons d'herbier traités par le procédé signalé plus haut, l'attache rectangulaire est reconnaissable en ces points, si l'on examine la coupe optique. Suivant la portion de l'ellipse mise au point, on comprend, comme nous l'avons déjà fait voir plus haut, que la cloison prendra un autre aspect; cela nous explique les dessins discordants des auteurs, qui ne montrent pas toujours des attaches orthogonales.

Les attaches au point *t* ne peuvent cependant être très différentes de l'angle de 90°, et, en cela, les dessins sont en harmonie avec la figure que nous représenterait une lame liquide mince s'appliquant sur une lame solide ayant la courbure de la cloison périphérique. Mais il n'en est pas du tout de même pour l'attache en *u*.

En cet endroit, en effet, la membrane ne vient pas s'attacher sur une cloison plane, mais bien sur une cloison en verre de montre, dont la concavité est dirigée vers la pointe du thalle. Quand nous mettrons au point pour la coupe optique, nous verrons la coupe idéale de la cloison, et les attaches satisferont à la règle de Sachs en étant fortement courbées. Si l'on examine la partie supérieure du thalle, la ligne formée par l'attache de la membrane à la paroi externe apparaîtra.

Nous aurons ainsi un ensemble de lignes que nous pourrons représenter par la figure schématique et perspective ci-dessous (fig. 24) : au point x se rencontreront en apparence deux cloisons peu distantes l'une de l'autre, puisque nous avons dit que l'ellipse représentant la coupe du thalle était fortement aplatie. C'est, fort probablement, ou le point de croisement de ces lignes, ou la ligne *u't* qui a été figurée par les auteurs.

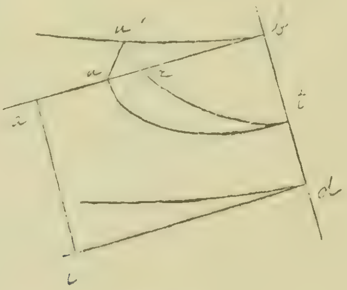


Fig. 24.

Ce schéma est un peu exagéré; il ne peut pas y avoir une distance si grande entre les lignes *bu* et *bu'*, car il ne faut pas perdre de vue que ces cloisons se forment dans un cône à section elliptique; la courbure de la cloison transverse n'est donc pas aussi fortement accusée dans le sens de l'épaisseur du thalle.

Le premier croquis (fig. 24) nous représente ce que l'on obtiendrait dans un cône, et cela peut se reproduire en lames d'eau de savon dans un ballon en verre dont le fond *ab*, bombé vers l'intérieur, forme avec les parois *bd* des angles droits (fig. 24).

Les croquis I et II (fig. 25) feront mieux comprendre ce qui se passe chez le *Delesseria.*

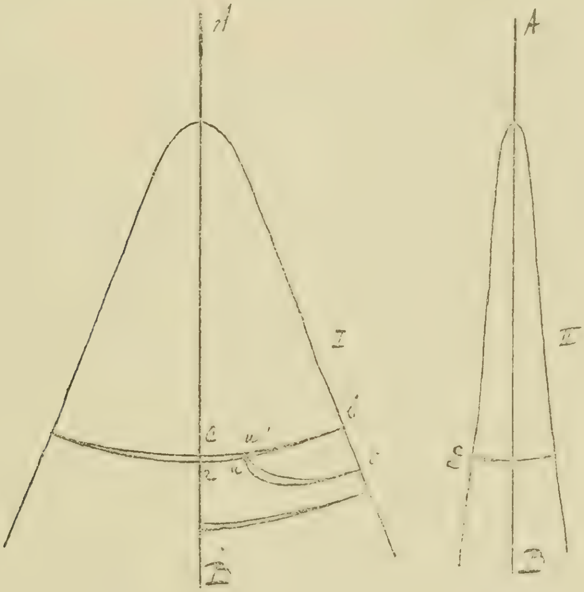


Fig. 25.

I. Vue superficielle du thalle du *Delesseria* (schéma).
II. Coupe longitudinale schématique du même thalle passant par la ligne AB.

On constate en tout cas assez facilement dans les préparations que les membranes ne sont pas obliques, comme le veulent les auteurs. Elles présentent, au contraire, une courbure très nette vers l'intérieur du thalle.

Mais l'acide lactique exerce souvent des ratatinements, surtout quand les Algues ont été fortement desséchées; le volume des cellules et la direction des membranes limitantes peuvent être ainsi considérablement modifiés. Les cloisons de ces cellules marginales ne m'ont cependant jamais paru aussi obliques que celles des figures de Reinke et Berthold; il s'y présente toujours une courbure très facile à observer en faisant varier la mise au point. Cette courbure doit avoir pour effet d'amener des attaches orthogonales.

Ballia callitricha.

(Pl. V, fig. 1-7.)

Les cloisons qui se présentent dans le thalle de cette curieuse Floridée de la Nouvelle-Hollande, sont également intéressantes, non seulement au point de vue de leur direction dans les cellules, mais encore par leurs curieuses ponctuations, si bien étudiées par Archer. Ces ponctuations en creux mettent en communication les cellules du filament, comme cela a lieu fréquemment chez les Floridées; elles sont munies de masses cellulosiques qui forment bouchon (1).

Magnus, dans son travail sur la morphologie des *Sphacélariées* déjà cité plus haut, a décrit la formation des membranes chez ces Algues dans les termes suivants : « Diese Gliedzellen, die an ihren oberen Enden diese asttragenden Zellen abzuscheiden streben, werden von den Scheitelzellen durch nach unten stark convexe Wände abgeschieden. » Une telle membrane est en effet représentée dans les figures 72 et 73 de la planche IV qui accompagne le mémoire de Magnus (2). Lorsqu'on examine des échantillons d'herbier de cette espèce, après les avoir traités à chaud par l'acide lactique, les cloisons présentent en effet cet aspect, et cela même dans les états les plus jeunes. Ce cas serait donc tout à fait en désaccord avec les théories de l'équilibre des lames liquides minces; car si même l'attache se faisait à angle droit en tous les points du pourtour, il n'y aurait point dans cette lame une courbure moyenne constante, et elle pourrait tout au plus se tenir en équilibre par suite de pressions intracellulaires exercées ultérieurement sur elle.

---

(1) *On the minute structure and mode of growth of Ballia callitricha Ag.*, in *The Transact. of the Linnean Soc. of London*, série II vol. I, p. 211, pl. XXVIII et XXIX. — Voyez aussi S. le M. Moore, *Studies in Vegetable Biology*, I. *Observations on the Continuity of Protoplasm*, in *Journ. of the Linnean Soc. Bot.*, vol. XXI, p. 613, pl. XXI, fig. 54-58.

(2) Magnus, *loc. cit.*, p. 149, pl. IV. fig. 72-73.

Plus loin, dans le même travail, nous trouvons : « An den unverzweigten Spitzenenden der Achsen, mit deren Bildung ihr Längenwachsthum aufhört, bilden sich zuweilen, noch an dem untersten Gliede diese dreiseitigen Tragzellen der Aeste, ohne solche zu tragen; an der höheren Glieden unterbleibt deren Bildung und werden dieselben durch horizontale ebene Wände von der erlöschenden Scheitelzellen abgeschieden; die Scheidewände treten dort eben auf, da sie nicht mehr durch Wachsthums streben der Gliedzellen beeinflusst werden. » La présence de ces membranes planes est également très visible dans les échantillons préparés comme nous l'avons indiqué plus haut.

La membrane décrite en premier lieu est-elle formée après coup ou bien naît-elle ainsi? Il est difficile de le dire, mais il est certain que la cloison que Magnus indique comme présentant une convexité vers le bas n'est pas aussi simple qu'on pourrait le croire à première vue. En effet, la ligne qui, d'après les figures et la description de Magnus, représente la coupe optique de la membrane, n'est nullement cette portion de la cloison; c'est au contraire la ligne formée par l'attache de la cloison contre la paroi de la cellule terminale primitive. Si l'on met au point pour la coupe optique du filament, on voit une cloison rectangulairement attachée des deux côtés. Mais si la vis de rappel du microscope est placée de façon à mettre au point pour la partie postérieure du filament, on voit une seconde ligne courbe analogue à la première. Ces deux lignes se superposent fort souvent, car la forme même du thalle de ce *Ballia* empêche de voir les cellules d'une autre manière; des observateurs non prévenus ont pu confondre ainsi ces deux lignes et les considérer comme représentant la concavité de la membrane cellulaire transverse.

Ces différentes lignes nous montrent donc que cette cloison doit présenter une forme particulière, tout à fait comparable à une selle. Or, ce genre de cloison satisfait fort bien aux lois de l'équilibre des lames liquides. On peut reproduire en fil de fer un schéma dont le contour est le même que celui de la cloison. En plongeant ce schéma dans de l'eau de savon, une membrane identique à celle des cloisons cellulaires du *Ballia* (voyez le croquis fig. 26) adhérera au fil de fer.

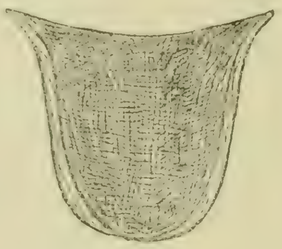


Fig. 26.

Si même cette cloison se formait telle que nous la rencontrons dans les cellules des rameaux principaux, comme cela est probable, elle satisferait encore à la règle de l'attache rectangulaire et aux lois qui régissent l'équilibre des lames liquides minces. Je dis : il est probable que ces cloisons prennent naissance sous la forme de selle, car même dans les rameaux pour lesquels Magnus indique une exception, on aperçoit presque toujours les différentes membranes transverses courbées en selle d'une manière plus ou moins accentuée. En tout cas, dans les rameaux principaux, même dans ceux qui sont encore en pleine voie d'allongement, je n'ai pas observé de cloisons planes. Dans la portion presque plane, qui constitue la crête de la selle, quand celle-ci est vue de profil, se trouve la ponctuation spéciale munie des gros bouchons de cellulose.

La formation des cellules initiales des rameaux est représentée par les auteurs comme due à une cloison à attache fortement oblique. Magnus dit à ce propos : « Die asttragende Zellen wird darauf durch eine von den abfallenden Seiten der convexen Scheidewand, schräg nach aussen nach der Mitte der Seitenwandung der Gliedzelle verlaufende Wand von dieser abgeschieden (¹). »

(¹) Magnus, *loc. cit.*, p. 149.

Par suite des courbures de la membrane transverse, il est assez difficile de se rendre compte de la direction d'une cloison qui s'attachera sur cette membrane ; il ne faut pas oublier non plus que l'ensemble de ces lames de cellulose se trouve dans une cellule cylindrique. Examinée soigneusement, on voit dans la coupe optique la nouvelle cloison s'attacher à la partie latérale du cylindre de manière à former un angle droit. La ligne oblique dessinée par les auteurs nous représente donc l'attache sur la partie antérieure du cylindre cellulaire (pl. V, fig. 2, 3 et 5).

Il est plus difficile de se rendre compte de la façon dont les deux membranes, celle qui sépare la cellule supérieure et celle qui délimite la cellule latérale, se rencontrent.

En examinant des extrémités jeunes, dans lesquelles la cellule s'est divisée récemment, on verra là aussi la cloison nouvelle couper rectangulairement la plus ancienne. Prenons, par exemple, une cellule dans laquelle se soit formée une initiale de rameau; nous apercevrons, en faisant mouvoir la vis de rappel, deux lignes successives. La première constitue l'attache latérale et l'autre nous représente la coupe optique de la cloison. La dernière s'appuie nettement à angle droit sur la partie médiane de la selle. Dans les cellules plus âgées, on peut juger de la forte traction qu'exerce sur la paroi transverse la nouvelle cloison oblique. Cette traction nous explique le changement de forme des cellules des rameaux principaux, lorsqu'elles ont donné naissance aux cellules initiales de rameaux secondaires.

Avec des schémas en fil de fer, on reproduira facilement l'aspect pris par la cloison transverse, lorsqu'une cloison latérale vient s'y appuyer. La figure 27 représente un tel schéma. Les lames d'eau de savon se disposent, dans ce système, tout à fait comme les lames de cellulose dans les cellules du *Ballia.*

La membrane en selle étant orientée de la même façon dans les cellules successives qui composent les axes, les ramifications devront toujours être latérales et opposées, car elles ne se forment pas normalement dans une autre partie de la cellule.

Cette espèce n'est donc pas comparable, au point de vue de la ramification, aux autres Floridées, dans lesquelles une portion quelconque de la cellule s'isole par une cloison et constitue un rameau.

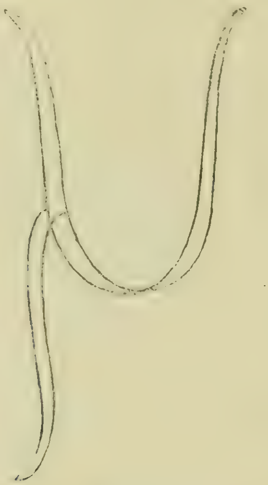


FIG. 27.

Les autres Algues, rangées dans le même genre, ne montrent rien de semblable ; les cellules des axes principaux se divisent par des cloisons planes, perpendiculaires à l'axe du filament. Quand des rameaux prennent naissance, ils ont pour origine un renflement latéral ; ils se séparent de l'axe par une membrane dont la courbure en verre de montre est des plus accusées. Ces cloisons sont tout à fait comparables à celles que nous avons décrites dans la formation des rameaux du *Ptilota*.

Cette membrane en selle si curieuse paraît se présenter uniquement chez le *Ballia callitricha*.

PHANÉROGAMES.

Feuilles et stomates.

(Pl. V, fig. 8-32.)

Si, dans les tissus des végétaux inférieurs, on rencontre beaucoup de cloisons qui paraissent ne pas satisfaire aux principes régissant l'équilibre des lames liquides minces, nous trouvons, mais plus rarement, des aspects analogues dans les tissus des phanérogames. Ici, comme pour les membranes déjà examinées, les exceptions ne sont qu'apparentes.

Lorsque l'on considère les épidermes adultes de certaines feuilles et leurs stomates adultes, on y trouve des membranes ne satisfaisant nullement à la règle de l'attache rectangulaire. Mais avant de pouvoir, d'un simple examen de tissus, déduire que le principe ne s'applique pas, il faudra rechercher si à l'état jeune, lors de la formation de ces cellules, les membranes ne se coupaient pas rectangulairement; en d'autres termes, si les cloisons sinueuses, à attaches si variables, ne sont pas dues à des modifications ultérieures.

Il suffit, pour ce qui regarde l'épiderme des feuilles, de l'examiner dans son jeune âge, quand les cellules n'ont pas acquis encore leur forme définitive, pour se convaincre qu'au moment de leur apparition les cloisons suivent la règle émise par Sachs.

Pour les stomates, il pourrait rester quelques doutes, car la plupart des dessins qui nous représentent la série des stades par lesquels passent leurs cellules ne nous montrent pas des cloisons en concordance parfaite avec la règle de Sachs.

Nous allons examiner successivement et rapidement la formation des stomates dans quelques épidermes, et nous trouverons ici encore l'application du même principe.

Parmi les cellules stomatiques paraissant faire exception au principe de la section orthogonale, il faut citer celles des *Crassu-*

lacées. Dans les figures de Strasburger (1) et de Sachs (2), les différentes phases de la transformation des cellules épidermiques en stomates sont représentées.

Un de ces stomates, arrivé à son complet développement, se trouve généralement situé vers le centre d'une cellule épidermique, rattaché aux parois de celle-ci par des cloisons dont le raccordement se fait sous des angles très différents de 90°.

Les *Sedum*, les *Sempervivum* montrent assez facilement les stades successifs de la constitution des stomates. Dans ces deux genres voisins, le mode de formation est à peu près le même. C'est chez les *Sedum* à larges feuilles que l'on peut le mieux observer tous les changements que subissent les cellules, avant d'arriver à l'état définitif de stomates. Les *Sedum Fabaria* et *Spurium* et le *Sempervivum fimbriatum* conviennent très bien pour cette étude.

L'épiderme des feuilles déjà relativement développé des deux premières plantes présente souvent côte à côte des cellules encore dans les premiers stades de division, en vue de former des stomates, et ceux-ci déjà développés. Dans une cellule quelconque de l'épiderme apparait une cloison courbée en verre de montre. Cette membrane s'attache à deux des parois de la cellule (en coupe optique) de manière à séparer un coin ; à l'intérieur de la nouvelle cellule ainsi formée, et perpendiculairement à la cloison ancienne et à celle en verre de montre, prend naissance une membrane également courbée. Entre les deux cloisons les plus récentes, qui forment entre elles un angle à côtés concaves (toujours en coupe optique) vers l'intérieur, naît une troisième lame de cellulose qui, elle aussi, suit les règles de l'attache rectangulaire. Elle doit donc être courbée et présenter sa concavité vers l'angle formé par les deux cloisons antérieures. Les trois cloisons successives ont eu donc pour effet de délimiter une cellule triangulaire curviligne dont les trois angles ont 90° (pl. V, fig. 19).

---

(1) Strasburger, *Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöfnungen*, in *Pringsh. Jahrb.*, t. V, p. 297, pl. XXXV-XLII.

(2) Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. Leipzig, 1882, p. 141, fig. 120-121.

Ce qui pourrait faire croire à une attache sous un angle différent, c'est que, déjà avant la genèse de la troisième membrane, les deux cloisons précédentes subissent parfois une déformation par suite d'une pression interne. La membrane de la cellule épidermique primitive s'est incurvée vers l'extérieur, entre les points où s'attachent les deux cloisons secondaires; une courbure analogue s'est produite dans celles-ci, à partir du point où elles se rencontrent.

Le tronçon de membrane qui dépasse la cellule triangulaire n'a pas subi de courbure, mais a opéré une traction sur la paroi contre laquelle il s'attachait, et a par conséquent fait varier son angle d'insertion.

C'est dans la cellule triangulaire curviligne, qui s'est arrondie par suite d'une pression interne très manifeste, que va se former le stomate proprement dit. Il suffit, à cet effet, qu'une cloison divise cette cellule en deux. Mais pour pouvoir s'attacher dans les règles, la cloison ne pourra pas être plane, aussi voyons-nous-y apparaître des courbures; celles-ci n'ont d'autre but que d'amener une attache rectangulaire. Une fois cette cloison formée, une tension interne fait prendre aux deux nouvelles cellules leur aspect réniforme si particulier, commun à presque tous les stomates.

Il faut considérer ces changements dans la courbure des cloisons comme dus à une pression interne plus forte dans les cellules mères des stomates que dans leurs voisines, car aucune autre cause ne semble pouvoir être admise dans ce cas. Si l'on supposait, en effet, cette augmentation de courbure due à une traction de la jeune membrane sur son aînée, la courbure devrait être de même intensité à l'intérieur et à l'extérieur de la cellule mère des stomates; or, cette égalité de courbure ne se remarque pas. C'est dans l'intérieur de la cellule que la courbure la plus forte se manifeste ; cette même cellule tendra donc à s'arrondir de plus en plus, c'est-à-dire à acquérir le plus grand volume sous la plus petite surface.

Dans les poils qui couvrent les feuilles de quelques *Sempervivum*, s'observent assez souvent des cloisons qu'on pourrait croire obliques. Ces poils naissent d'une cellule épidermique, multiplient rapidement le nombre de leurs cellules et sont, à l'état adulte, constitués sur toute leur longueur par une double file cellulaire. Leurs extrémités plus ou moins capitées présentent parfois des cloisons à aspect oblique, mais elles sont plus ou moins courbées en S et s'attachent sur tout leur pourtour à angle droit.

Je n'ai pu suivre la division de ces cellules, et je ne puis donc affirmer que les cloisons présentent, lors de leur naissance, cette double courbure; mais, d'après ce que j'ai vu, il paraît probable que lors de leur genèse, l'attache était rectangulaire.

Il sera inutile de décrire la formation des stomates dans les épidermes des feuilles de *Sempervivum;* nous y retrouverions d'ailleurs les mêmes stades. Quelques dessins suffiront à faire comprendre la façon dont les membranes suivent la règle de Sachs (pl. V, fig. 21-26).

Pour d'autres stomates, ceux des plantes de la famille des *Commélynacées*, par exemple, les phases sont un peu différentes, mais la même règle s'applique néanmoins. Le *Tradescantia virginica*, étudié à ce point de vue, montre des stades analogues à ceux que Strasburger a observés chez le *Commelyna vulgaris* et chez le *Tradescantia zebrina* (¹).

Dans une cellule quelconque de l'épiderme prend naissance une cloison à attache très régulièrement rectangulaire. Mais, petit à petit, la cellule change de forme et acquiert celle d'un rectangle à côtés convexes. A l'intérieur des deux cellules situées à droite et à gauche lorsque l'on considère le grand axe du rectangle, apparaissent deux nouvelles cloisons convexes attachées rectangulairement sur les membranes anciennes. Fort peu de temps après leur genèse, les angles d'attache se modifient; les cloisons sur lesquelles elles s'appliquent subissent une traction de la part des membranes jeunes. Dans les cellules supérieures et inférieures peuvent aussi se former des cloisons courbes; elles s'attachent alors suivant la règle de Sachs; mais il n'est pas nécessaire, pour la formation d'un stomate, que ces dernières membranes prennent naissance.

Les cellules accessoires constituées, la cellule rectangulaire se gonfle par suite d'une pression interne et se divise en deux par une cloison perpendiculaire à sa base. Les deux nouvelles cellules

---

(¹) Strasburger, *Spaltöfn.*, loc. cit., pl. XLII, fig. 146-155.

deviennent réniformes et, en augmentant de volume, elles tirent sur les cloisons cellulaires voisines dont la direction primitive change ainsi complètement (pl. V, fig. 15). On voit fréquemment encore dans les cellules accessoires, longtemps après l'achèvement définitif du stomate, des attaches rectangulaires; les membranes possèdent alors une double courbure en S assez manifeste. Dans ce cas, ce n'est plus l'équilibre d'une lame liquide mince qui force cette attache à être à angle droit; c'est sans doute une tension suite de la turgescence, et l'égalité des pressions osmotiques sur ses deux faces, qui font prendre à la cloison cette double courbure et sa disposition perpendiculaire.

Dans bien d'autres plantes, la formation des stomates est loin d'être aussi compliquée. Prenons, par exemple, le stomate des *Iris*, des *Funkia* : nous verrons une cellule quelconque de l'épiderme embryonnaire se diviser par une cloison perpendiculaire à son axe, dirigée en général dans le sens de la longueur de la feuille; cette cellule donne ainsi naissance au stomate. Ici l'on n'a pas de difficulté à s'assurer que la loi de la section rectangulaire est respectée (¹).

Dans les divisions cellulaires chez les végétaux supérieurs, là où l'on peut facilement voir un phragmoplaste, corps lenticulaire formateur de la membrane cellulaire, nous devons admettre, comme nous l'avons vu au commencement de cet exposé, que la forme même de ce système fibrillaire doit être d'un grand avantage pour l'attache rectangulaire de la membrane, et qu'elle ne permettrait pas l'attache sous un autre angle.

Quand on examine les cloisons cellulaires récemment formées dans des ovules, soit à l'intérieur du nucelle, soit dans les tissus des téguments environnants, on trouve des membranes courbées. Ces cloisons présentent des attaches orthogonales.

Il était assez intéressant de voir comment se formait la membrane dans ces cas, et si dès son apparition la courbure et l'attache à angle droit exigées par le principe de Sachs existaient. De sem-

---

(¹) STRASBURGER, *Spaltöfn.*, loc. cit., pl. XXXV, fig. 1-10.

blables cloisons ne se constituent, en général, que dans des cellules petites, dont les parois, au lieu d'être plus ou moins parallèles, sont convergentes ; le phragmoplaste occupe alors toute la largeur de la cellule. Il ne peut donc pas voyager ; aussi déjà au stade de fuseau, la membrane naissante se courbe-t-elle de façon à permettre une attache rectangulaire.

Une telle formation peut s'observer dans les ovules bien fixés des *Fritillaria*, des *Tulipa*.

On trouve cependant dans les mêmes ovaires des cloisons, même récentes, qui sont indiscutablement obliques ; je n'ai pu les voir se constituer. Ces modifications sont peut-être dues à des pressions internes ultérieures à la formation de la membrane, ou résultant de la fixation. Un argument ne peut être tiré de ces cas contre l'application très générale du principe de la section rectangulaire.

Dans bien d'autres tissus encore se rencontrent des membranes à attaches d'apparence obliques. Les poils des *Pelargonium* (*P. zonale* et ses var.) possèdent des cloisons qui nous semblent obliques à première vue. Toutes les membranes qui rendent ces poils pluricellulaires ne sont cependant pas obliques ; ces dernières sont même exceptionnelles ; aussi n'ai-je pu suivre sous le microscope la formation d'une de ces lames, et je ne puis dire si, lors de leur genèse, elles ne sont pas planes. L'obliquité provient peut-être d'une croissance inégale des parois du poil. Toujours est-il que les membranes qui coupent les poils en biais ne constituent en aucune manière une exception aux règles de la section rectangulaire ; elles présentent une double courbure. Celle-ci est loin d'être aussi manifeste que dans les cloisons des rhizoïdes des Mousses et dans ceux des Characées, mais elle se présente néanmoins d'une façon très nette.

Les cloisons étudiées précédemment, qui paraissent autant d'exceptions aux lois de l'équilibre des lames liquides minces, rentrent donc, en réalité, dans les règles générales, comme nous l'avons vu. Au lieu d'être planes, elles présentent des courbures : l'attache à angle droit et la courbure moyenne constante sont ainsi rendues possibles.

Quant aux cloisons des cellules terminales des jeunes prothalles de Fougères et des Hépatiques, je n'ai pas eu l'occasion de les étudier suffisamment pour pouvoir certifier qu'elles constituent des exceptions.

Des tensions de valeurs très inégales doivent d'ailleurs exister dans les cloisons qui constituent la charpente cellulaire de ces tissus; ces forces s'exercent simultanément et donnent peut-être lieu à des angles de valeur inégale. C'est aussi par des différences de rigidité que Leitgeb explique ces variations d'angles; il dit, en effet : « Es wird uns dies begreiflich, wenn wir bedenken dass in diesen Fällen die mechanische Festigkeit nicht in Betracht kommt, dort nicht (Sporogones), weil ja kein Dauergewebe gebildet werden soll, hier nicht (points végétatifs) weil es sich ja um Bildung der Scheitelzelle handelt (1). »

Si des tensions inégales existent, il en résultera des tractions; il ne se formera pas d'angles droits ou d'angles de 120°, mais des angles plus grands ou plus petits, suivant les portions de membranes considérées.

Par quelques exemples théoriques qui m'ont été communiqués par le professeur Errera, on pourra se rendre compte de ces variations.

Considérons d'abord le cas où la tension de T' égale celle de T''.

Si nous prenons $T' = T''$ beaucoup $> t$, les angles auront sensiblement 90° et la ligne t sera perpendiculaire à $T'T''$, c'est-à-dire qu'il y aura d'un côté $a = 90° + b = 90'$, et de l'autre côté 180° (fig. 28, I).

Si $T' = T'' > t$, mais peu plus grand, la lame t exercera une traction appréciable et tendra à former des angles plus grands que ceux de 90°, $a = 100°$, $b = 100°$ par exemple (fig. 28, II).

Si $T' = T'' = t$, les angles seront de 120°, et tous les trois égaux, $a = b = 120°$; les cellules se disposeront comme dans le croquis (fig. 28, III).

---

(1) Leitgeb, *loc. cit.*, Heft VI, p. 5.

Considérons le cas où T' est différent de T''.

$t < T' < T''$, nous aurons ainsi : $a < 90$, $b > 90$ (fig. 28, IV).

Si $T' > T'' > t$, nous trouverons : $a < 90$, $b < 90$ (fig. 28, V).

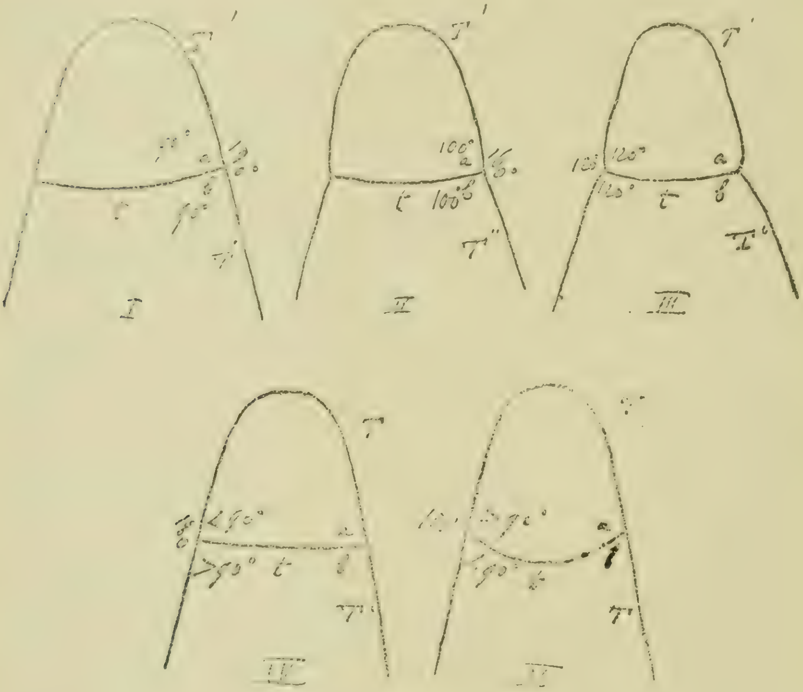


Fig. 28.

Les variations dans les angles d'attache de ces cloisons peuvent se déduire d'une formule publiée en 1869 par Van der Mensbrugghe (¹) et des idées exposées par Errera en 1886 et en 1887.

(¹) *Sur la tension superficielle des liquides considérée au point de vue de certains mouvements observés à leur surface.* (Acad. roy. de Belgique, Mém. cour. et mém. des savants étrangers, t. XXXIV.) — Voyez aussi Plateau, *loc. cit.*, t. I, pp. 285 et 385.

Il n'est pas impossible que ces angles, théoriquement admissibles, se rencontrent dans la disposition des cloisons cellulaires. Les exceptions à la règle de l'attache rectangulaire pourraient, dès lors, s'expliquer par de telles tractions, la règle de Sachs n'étant, en somme, qu'un cas très fréquent d'une loi plus générale, celle de la tension superficielle.

Quelles sont donc les conclusions générales à tirer de l'exposé qui précède? Tout ce que nous avons dit plus haut tend à faire admettre l'idée émise par le professeur Errera, et entrevue aussi par Berthold, à savoir que *les membranes, lors de leur genèse, sont comparables à des lames liquides minces.*

Par conséquent, les forces moléculaires doivent intervenir, et il faut admettre le principe qui a été formulé par Errera : *Une membrane cellulaire, au moment de sa genèse, tend à prendre la forme que prendrait, dans les mêmes conditions, une lame liquide sans pesanteur.*

Toutes les lois d'agencement des lames minces, telles que Plateau, Van der Mensbrugghe et les physiciens qui se sont occupés des lames liquides, les ont établies, doivent donc s'appliquer, dans une très large mesure, à la constitution des cloisons cellulaires. Des principes d'équilibre des lames liquides, on peut déduire la loi de la section rectangulaire, que Sachs a découverte.

Nous avons vu aussi que les idées de Hofmeister, défendues par Kienietz-Gerloff, sont exactes dans certains cas particuliers, mais que l'on ne peut les ériger en lois.

En faisant intervenir, dans la structure des tissus, les principes de la physique moléculaire, on comprend pourquoi la membrane présente toujours une surface minimum. Ce fait, Berthold l'avait observé, mais il n'avait pu le rattacher à des considérations générales. Le principe de la surface la plus petite, tel que l'entend cet auteur, n'est pas tout à fait exact, comme nous l'avons vu. La membrane doit constituer une surface minimum relative; elle ne paraît cependant pouvoir excéder une certaine grandeur. Ce dernier fait serait en rapport avec ce qui a été établi par Plateau pour la stabilité des lames liquides minces.

Une assez grande latitude est laissée à la forme que peut revêtir la cloison. Elle se trouvera, en effet, en équilibre stable si la surface présente un minimum relatif, si la courbure moyenne est constante et si la membrane s'attache sur tout son pourtour à angles droits, quand elle s'applique sur des lames devenues rigides. Les cloisons sont-elles de même tension, il se forme des angles de 120°.

Il nous est donc permis de dire : *La charpente cellulaire si variée des végétaux et même des animaux se ramène, dans ses traits essentiels, aux forces de la physique moléculaire.*

Je ne puis terminer cet exposé sans témoigner mes plus vifs remerciements à M. le professeur Errera, dans le laboratoire duquel les recherches nécessitées par ce travail ont été exécutées; c'est grâce aux conseils qu'il n'a cessé de me donner que j'ai pu entreprendre ces études sur l'attache des cloisons.

Bruxelles, Institut botanique,
juin 1892.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Rhizoïdes des Mousses.

(n = noyau.)

Fig. 1-6. Stades successifs de la division d'un noyau, observés sur le vivant, à une température de 18° centigrades. Les filaments en culture étaient conservés à l'obscurité. (Mars 1891.)

Fig. 1-2. Premiers stades de la division du noyau d'une cellule terminale.

Fig. 1 à $10^h\ 15^m$ du matin.
3 à $10^h\ 35^m$ —
4 à $10^h\ 45^m$ —
5 à $10^h\ 50^m$ —
6 à $11^h\ 00^m$ —

7-10. Stades de la division d'un noyau et de la formation d'un rameau latéral. (Mars 1891.)

Fig. 7. Aspect du filament à $1^h\ 50^m$.
8. — à $2^h\ 20^m$.
9. — à $2^h\ 40^m$.
10. — à $3^h\ 00^m$.

11-15. Formation d'un rameau latéral.

Fig. 11. Aspect du filament à $2^h\ 45^m$.
12. — à $7^h\ 45^m$.
13. — à $9^h\ 15^m$.
15. — le lendemain matin.

Fig. 16-21. Formation de rameaux.

Fig. 20. La plaque cellulaire se courbe de manière à suivre la loi de l'attache rectangulaire et à se disposer définitivement comme elle se trouve représentée dans la fig. 21. (Expériences faites à 15°, en mars 1891.)

Fig. 16. Aspect du filament à $8^h 30^m$.
17. — à $3^h 20^m$.
18. — à $3^h 30^m$.
19. — à $3^h 45^m$.
20. — à $4^h 00^m$.
21. — à $5^h 50^m$.

22-24. Formation de cloisons transverses planes.

Fig. 22. Aspect du filament à 8^h.
23. — à midi.
24. — le lendemain matin.

25. Une cloison transverse *a* dans un rameau ; elle s'attache entre la paroi externe et contre la paroi transversale d'une cellule. Cette cloison présente une courbure qui permet l'attache rectangulaire.

26. Une membrane transverse récemment formée. On observe encore des fibrilles entre les deux masses nucléaires. Cette cloison divise une cellule qui était limitée par deux membranes en semelle.

27-28. Cloisons à doubles courbures.

29. Cloison vue exactement de profil.

30-32. Croissance terminale d'un rhizoïde.

Fig. 30. Le filament est muni à son extrémité d'une calotte qui, dans la figure 31, s'est déchirée et se voit sous forme d'anneau.

Fig. 30. 23 février 1891 à $1^h 20^m$.
31. 24 — à $8^h 20^m$.
32. 25 — à $8^h 30^m$.

Dans la figure 32, on voit deux cloisons à doubles courbures et à attaches rectangulaires qui se sont formées dans la cellule terminale.

33. La ligne d'attache d'une cloison transverse.

34-35. Différents aspects d'extrémités de rhizoïdes.

Fig. 36-37. Allongement d'un rhizoïde et diminution d'épaisseur du filament; la membrane épaisse inextensible s'aperçoit sous forme d'un bourrelet très net surtout dans la figure 37.

38. Quelques cellules d'un rhizoïde; alternativement des cloisons planes et des membranes transverses à double courbure. On peut voir dans la même figure, en *a* et en *b*, l'aspect sous lequel se présentent les cloisons qui séparent les rameaux latéraux.

PLANCHE II.

Polytrichum piliferum.

(Fig. 1-9, 15-16.)

Fig. 1. Cloison à double courbure dans une paraphyse de la fleur mâle.

2-3. Cloisons à doubles courbures, contre lesquelles sont venues s'appliquer de nouvelles membranes transverses; la cellule primitive est ainsi divisée en quatre cellules.

4-5-6. Cloisons à doubles courbures s'appuyant sur la paroi externe de la paraphyse et sur une paroi transverse; la double courbure permet l'attache rectangulaire.

7. Cloison transverse à double courbure.

8-9. Stades ultérieurs à celui représenté dans la figure 3; des cloisonnements intercalaires se sont produits.

15-16. Bords de feuilles du périchèze; cloisons d'aspect oblique, mais toutes à attaches rectangulaires, comme le montrent les figures.

Pellia calycina.

(Fig. 10-14.)

Fig. 10-11. Spores ne présentant que peu de cloisons et n'ayant pas encore formé de rhizoïdes. On voit très bien la courbure des cloisons supérieures et inférieures, courbure qui permet une attache rectangulaire.

12. Spore plus avancée; vers le haut se trouve la cellule qui doit former le rhizoïde, vers le bas celle qui donnera le point végétatif.

13. Une spore ayant déjà formé un rhizoïde.

Fig. 14. Une extrémité de rhizoïde montrant le protoplasme et le noyau. Coloration par la picronigrosine.

Characées.

(Fig. 17-33.)

Fig. 17. Noyau d'un rhizoïde de *Chara fœtida*.

18-19. Membrane à doubles courbures, formée à l'intérieur d'un rhizoïde de *Chara fœtida*.

20-21. Vues de face et de profil d'un des premiers stades de la formation des rameaux dans les rhizoïdes de la même plante.

22. Division du noyau. On voit très bien les faisceaux de fibrilles achromatiques qui réunissent les deux noyaux filles (coloration au vert de méthyle). Il y a deux phases de division situées dans deux plans différents.

23. Une cloison oblique s'est formée dans la partie renflée de la cellule qui doit donner naissance aux ramifications. Cette cloison présente une double courbure et des attaches rectangulaires.

24. États jeunes des cellules des rameaux latéraux de *Chara fœtida* (carmin).

25. Cellules jeunes des rameaux de *Chara fragilis*, présentant à leur base des cellules plates, qui sont les cellules internodales; leurs noyaux sont déjà en voie de dégénérescence.

26. Aspect de ces mêmes cellules dans le *Chara fœtida* (plus fort grossissement).

27. Extrémité d'un rameau de *Chara fœtida* montrant différents aspects de noyaux dégénérés.

28. Cellule terminale de *Chara fœtida* (carmin). On retrouve la courbure qui permet à la cloison de s'attacher à angle droit contre la paroi du filament.

29. Rameau avec des cellules dans lesquelles se sont formées les cloisons transversales, séparant les cellules internodales des cellules nodales.

30. Fragment d'un rameau de *Chara*, montrant l'aspect des cellules nodales et internodales; les cellules nodales sont déjà divisées.

31. Cellules nodales et internodales. Les cellules nodales sont divisées. La cellule internodale présente à son pourtour un épaississement interne de cellulose; elle commence à se renfler en lentille.

Fig. 32. Stade plus avancé. Coupe optique du filament.

33. Vue superficielle, se rapportant à un stade analogue à celui représenté figure 32.

Ectocarpus.

(Fig. 34-39.)

Fig. 34. Fragment de thalle d'*Ectocarpus* montrant en *a* et en *b* des cloisons courbes, mais à attaches rectangulaires.

35-39. Différents aspects sous lesquels se présente la formation des rameaux.

Fucus platycarpus

(Fig. 40-44.)

Fig. 40-44. Paraphyses des conceptacles; aspects sous lesquels se présentent les membranes à double courbure. Les cloisons de la figure 42 montrent nettement la double courbure qui permet l'attache rectangulaire.

45. Paraphyses du *Polytrichum piliferum;* plusieurs cloisons dirigées différemment, mais toutes présentent des attaches rectangulaires.

PLANCHE III.

Sphacelaria.

(Fig. 1-14.)

(Dans plusieurs dessins, les détails du contenu cellulaire, le double contour de la membrane n'ont pas été figurés pour simplifier les figures.)

Fig. 1. Cellule terminale de *Sphacelaria* avec un noyau unique disposé dans le sens de la longueur de la cellule Aux deux pôles du noyau, il y a accumulation de protoplasme.

2. Cellule sous-terminale avec un noyau.

3. Cellule sous-terminale, dans laquelle la division nucléaire est terminée Il n'y a pas encore trace de plaque de cellulose.

4. Cellule terminale d'un rameau latéral; il s'est formé en son intérieur une cloison fortement convexe du côté interne de la cellule primitive. Cette cloison, grâce à sa courbure, s'attache à angle droit.

Fig. 5. Cellule terminale d'un rameau latéral. Il y a deux noyaux; il se formera une cloison transversale.

6. Cette figure rappelle la précédente; à la base se sont différenciées deux cellules. La terminale renferme encore deux noyaux.

7. Cellule initiale de rameau, séparée de la cellule terminale et déjà rejetée sur le côté.

8. Cellule terminale; la division nucléaire en vue de former une cellule initiale de rameau est terminée; le noyau s'est disposé sur le côté. La cloison séparatrice n'est pas encore apparue

9. Division du noyau et formation de la cloison cellulaire.

10. Rameau principal et rameau secondaire.

11. Extrémité d'un filament; la cellule initiale d'un rameau est constituée.

12-13. Extrémités de thalles avec les cellules initiales de rameaux à différents stades de développement.

14. Cellules du thalle, montrant des cloisons à doubles courbures.

Halopteris filicina.

(Fig. 15-19.)

Fig. 15. Extrémité d'un rameau principal avec un rameau latéral.

16. Cellule latérale d'un rameau divisée par une cloison courbe à attaches rectangulaires.

17-18. Différents aspects présentés par des cloisons se formant dans le thalle.

19. Cellule terminale d'un rameau principal.

20. Cellules du thalle de *Sphacelaria*, présentant des cloisons à doubles courbures.

21. Extrémité du thalle de *Cladostephus verticillatus*, dont les rameaux principaux se cloisonnent uniquement par des membranes transverses planes.

22-26. Différents stades de la division nucléaire chez les *Sphacelaria*.

22. L'enveloppe du noyau est conservée; en son intérieur on voit apparaître un fuseau qui possède en son équateur des masses chromatiques, colorables.

23. Le fuseau s'allonge; aux pôles l'enveloppe nucléaire est trouée.

Fig. 24. L'enveloppe nucléaire a disparu ; le fuseau est complètement libéré.

25. Rassemblement aux deux pôles des éléments chromatiques : entre eux se voit très bien un fuseau formé de fibrilles achromatiques.

26. La chromatine est agglomérée en deux masses elliptiques encore réunies par un fuseau de fibrilles.

Dans ces figures, on remarque toujours aux pôles du fuseau des amas de protoplasme très dense.

PLANCHE IV.

Cladostephus verticillatus.

(Fig. 1-4.)

Fig. 1. Extrémité d'un rameau latéral, séparation de la cellule initiale d'un rameau secondaire.

2-4. Stades successifs de la formation de ces rameaux.

Chaetopteris plumosa.

(Fig. 5-15.)

Fig. 5. Cloison courbée, formée à la base d'un rameau.

6. Extrémité d'un rameau principal avec un rameau latéral.

7-8. Stades successifs de la formation de rameaux aux dépens de la cellule terminale.

9. Cellule terminale de rameau secondaire de *Sphacelaria*, dans lequel la formation de branches latérales a cessé.

10. Rameau principal et rameau latéral ; les cellules terminales sont divisées par une cloison en verre de montre à attache rectangulaire.

11-15. Cas exceptionnels de division ; les cloisons sont toujours disposées de façon à former en leurs points d'attache des angles droits.

Dictyota dichotoma.

(Fig. 16-23.)

Fig. 16-17. Cellules de l'intérieur du thalle montrant des cloisons à double courbure et à attache rectangulaire Dans la figure 16, en *a*, on voit très bien la traction exercée sur la paroi par la cloison transverse.

Fig. 18. Cellule terminale double prise dans un thalle privé de son contenu par un séjour dans l'eau de javelle.

19. Cellule terminale double : dans chacune de ses parties s'est formée une cellule en forme de calotte La paroi est appliquée à angle droit sur la membrane externe.

20. Deux points végétatifs voisins dans un même thalle

21. Cellule terminale montrant la coupe optique de la cellule et la ligne d'attache de la membrane de celle-ci contre la paroi externe (ligne pointillée).

22-23. Cellules terminales de différentes formes.

Taonia atomaria.

(Fig. 24-27, 30-35.)

Fig. 24-27. Différentes cloisons courbes, mais à attaches rectangulaires (cellules de l'intérieur du thalle).

28-29. Cloisons courbes à l'intérieur du thalle de *Dictyopteris polypodioïdes.*

30. Cellules de bordure du thalle de *Taonia;* les cloisons sont planes et transversales.

31-32. Cellules de bordure dans lesquelles se sont constituées des cloisons à une courbure; en *a* se trouvent les attaches rectangulaires.

33. Fragment du bord d'un thalle, montrant l'agencement des cellules.

34. Une des dentelures du bord du thalle avec des cloisons courbes, mais disposées rectangulairement.

35. Vue d'ensemble d'un fragment plus considérable de la bordure du thalle; les courbures des cloisons jeunes amènent toujours une attache orthogonale.

Nitophyllum punctatum

(Fig. 36-46.)

Fig. 36-40. Cellules terminales situées dans la bordure du thalle. Dessins obtenus après l'action de l'eau de javelle sur le contenu cellulaire

41-46. Cellules terminales. Dessins obtenus d'après des échantillons conservés dans l'alcool.

Les figures 45-46 correspondent aux figures 38-40.

PLANCHE V.

Ballia callitricha.

(Fig. 1-7.)

Fig. 1. Extrémité d'un rameau montrant une cloison plane et deux cloisons en selle.

2-3. Extrémité d'un rameau. Une cloison en selle contre laquelle est venue s'appliquer une cloison à double courbure; celle-ci sépare une cellule initiale de rameau.

4. Une cloison en selle vue à un plus fort grossissement.

5. Une cloison en selle contre laquelle sont venues s'appuyer deux membranes à doubles courbures; elles séparent ainsi à droite et à gauche une cellule initiale de rameau.

6. Extrémité d'un rameau latéral.

7. Un rameau dont la croissance latérale est terminée. Vers le bas on peut voir les changements imprimés à la cloison en selle par le développement des rameaux latéraux.

Tradescantia virginica.

Formation des stomates.

(Fig. 8-15.)

Fig. 8. Premier état de la cellule mère du stomate; la cloison qui la sépare est courbe et à attaches rectangulaires.

9. État ultérieur; la cellule devient rectangulaire.

10. A gauche et à droite apparaissent des cloisons bombées, s'appuyant à angles droits sur les membranes plus anciennes.

11. Variation dans les angles par suite de la traction.

12. Apparition de nouvelles cloisons; les angles nouveaux mesurent 90°.

13-15. Aspects successifs d'une cellule stomatique et de ses cellules annexes avant d'arriver au complet développement.

Sedum fabaria.

FORMATION DES STOMATES.

(Fig. 16-20.)

Fig. 16. Premier état de la cellule mère.

17-19. Un état ultérieur; deux cas différents.

20. Un stomate presque adulte; on peut observer les tractions subies par les membranes cellulaires anciennes

Sempervivum fimbriatum.

FORMATION DES STOMATES.

(Fig. 21-26.)

Fig. 21-25. Différents stades de cette formation.

26. La cellule mère des stomates est divisée en deux par une membrane courbe qui s'attache cependant rectangulairement.

Sedum spurium.

FORMATION DES STOMATES.

(Fig. 27-32.)

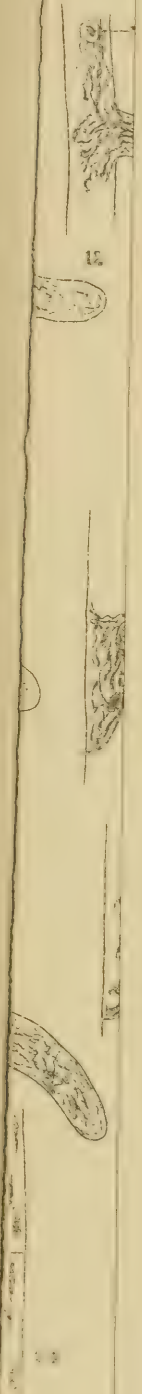
Fig. 27-32. Différents stades de cette formation.

Les figures 25, 26, 27 et 32 font voir surtout nettement la traction énergique exercée par les jeunes cloisons sur les membranes plus anciennes.

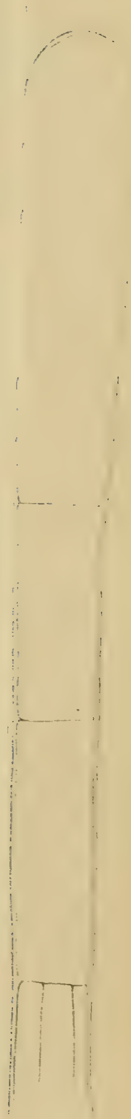
Ptilota elegans.

Fig. 33. Extrémité d'un rameau; la séparation des cellules initiales de rameau s'est faite par des cloisons courbes, mais à attaches rectangulaires.

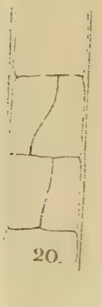
. Tom



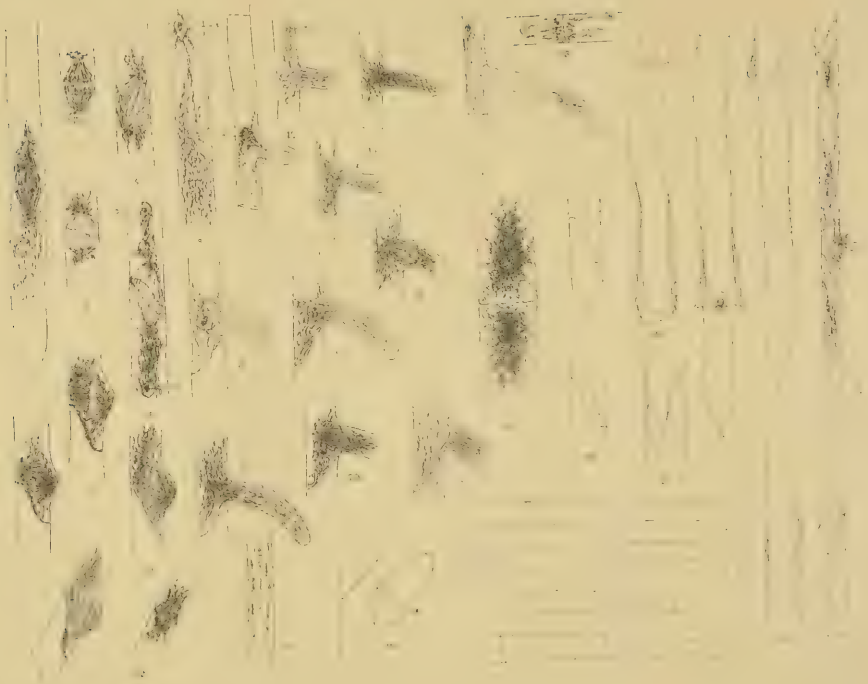
Pl. III.



21.

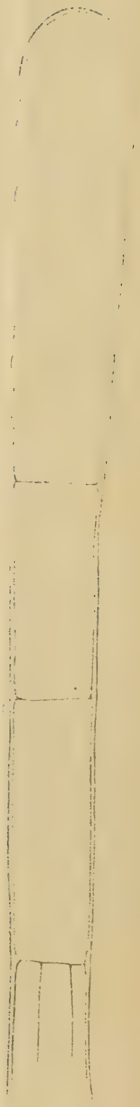


20.

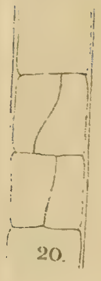


V.

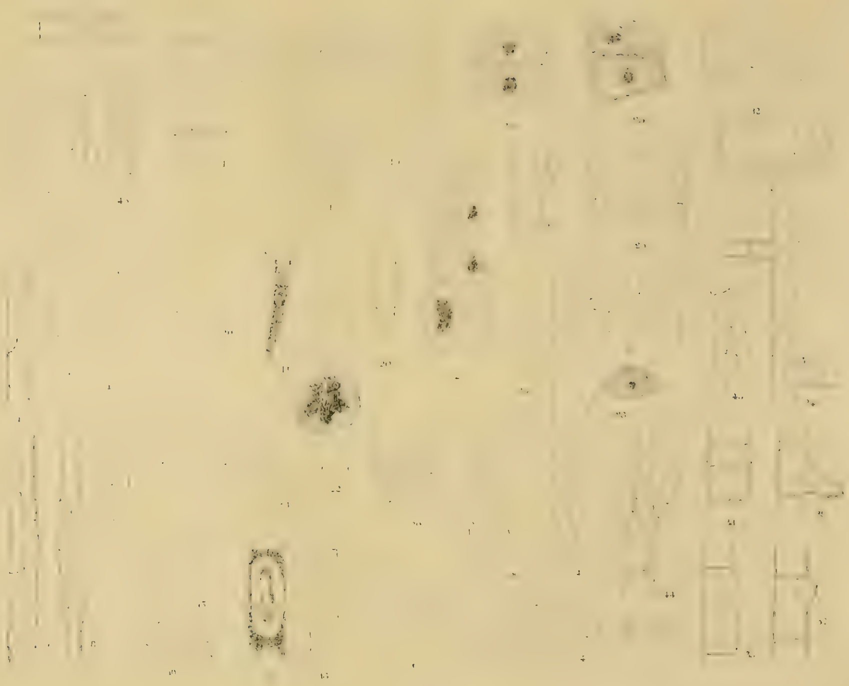
Pl. III.

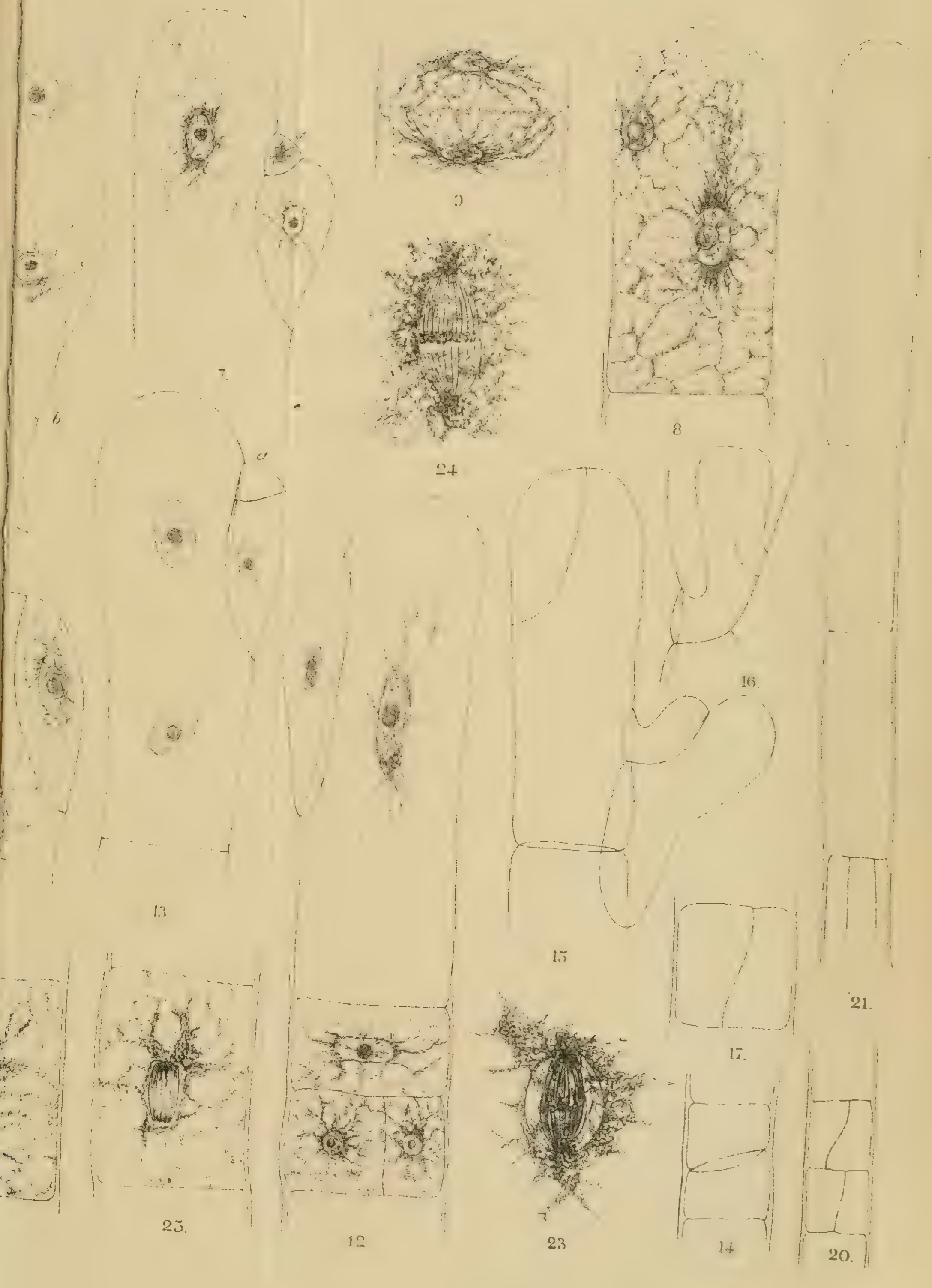


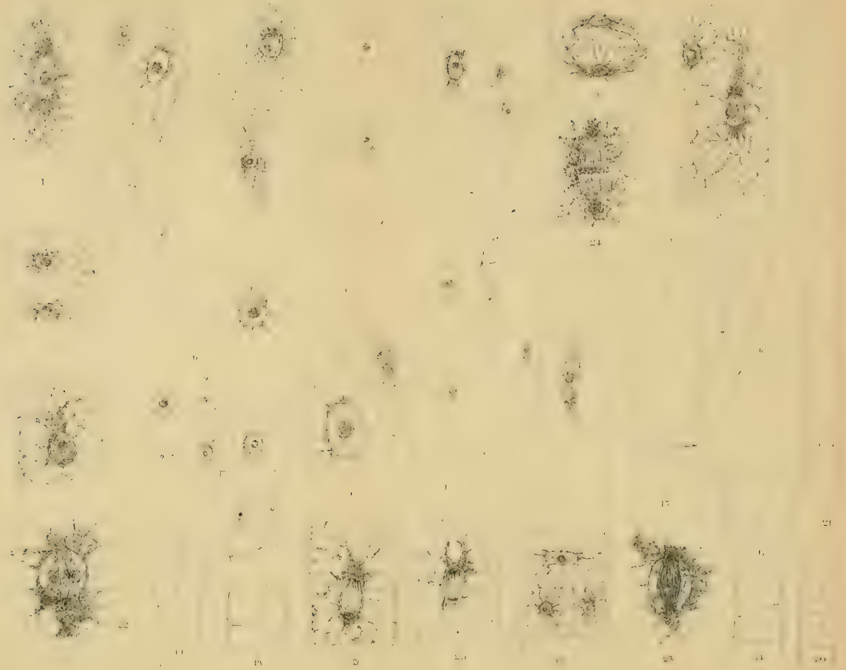
21.

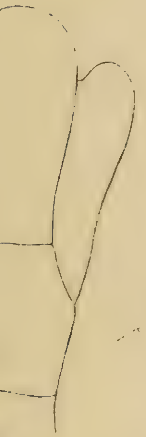


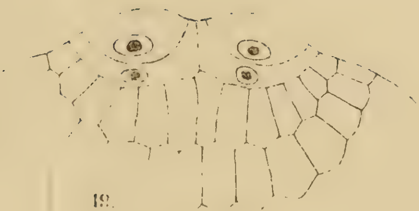
20.



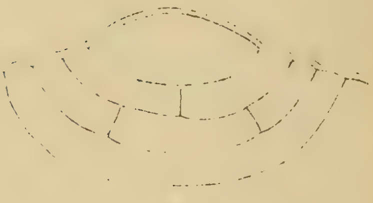

9
8
24
7
b
a
16.
21.
13
15
17.
25.
12
23
14
20.



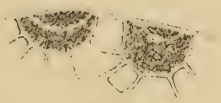




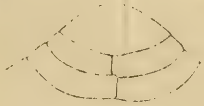
19.



21.

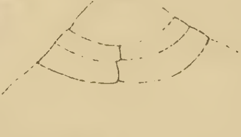


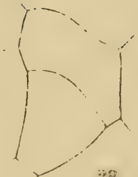
46.



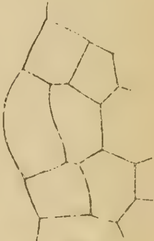
20

20

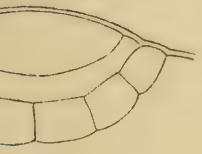




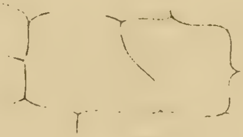
28.



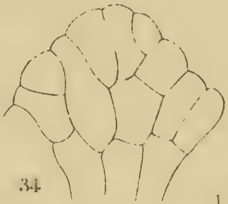
29



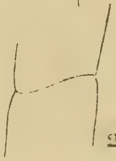
22.



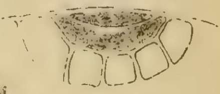
25.



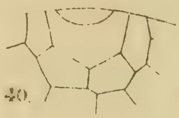
34



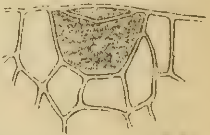
24.



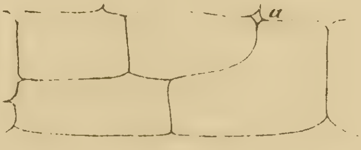
45



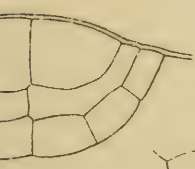
40.



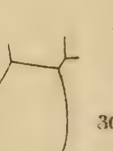
43.



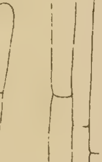
26.



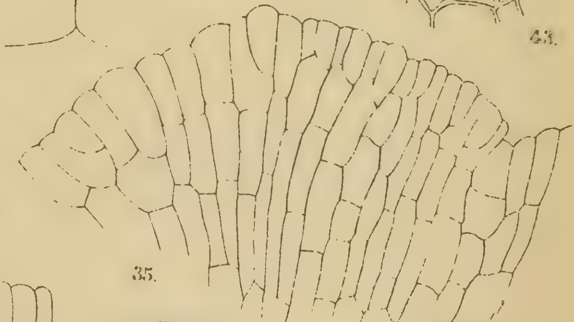
23.



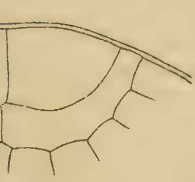
27.



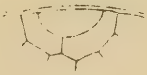
31.



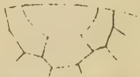
35.



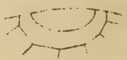
18.



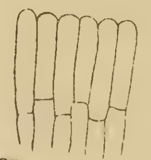
36.



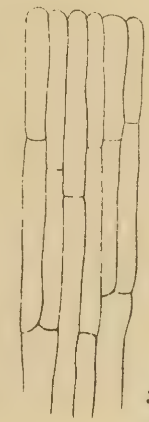
37.



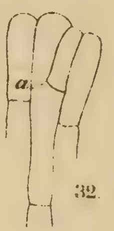
38



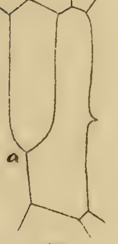
30.



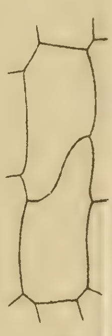
33.



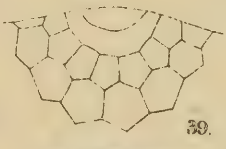
32.



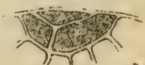
16.



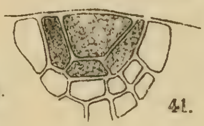
17.



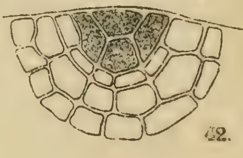
39.



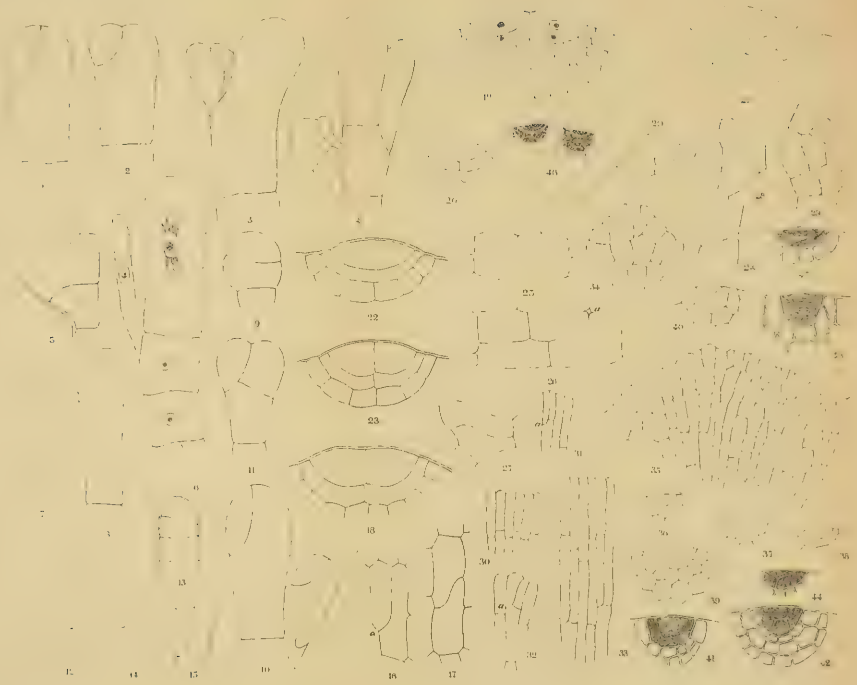
44.



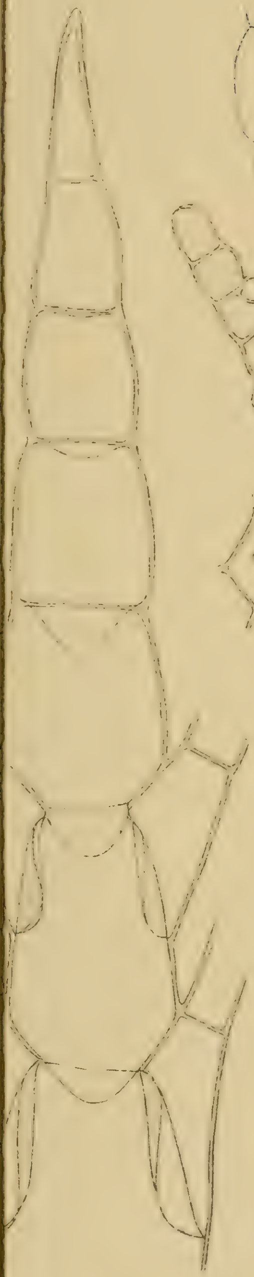
41.



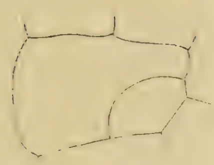
42.


a

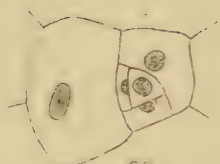
É. De Wildeman. Pl. V.



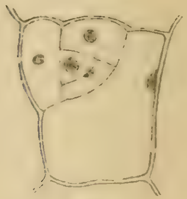
7.



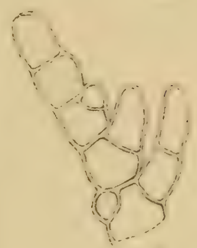
16.



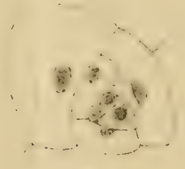
23



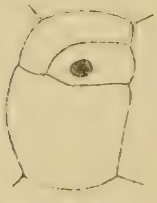
15.



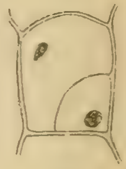
23.



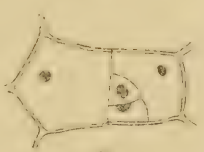
26



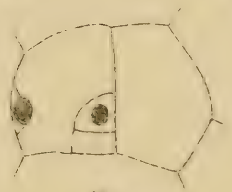
24.



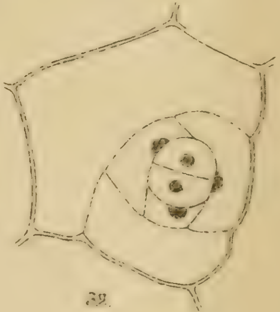
30.



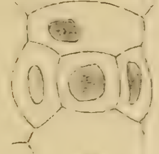
31



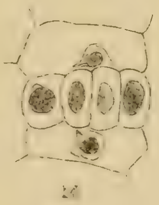
18.



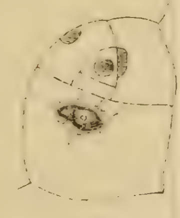
32.



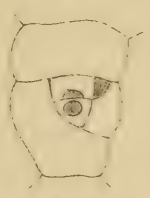
13



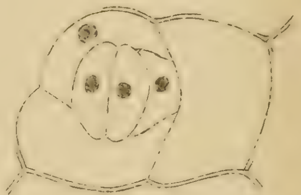
14



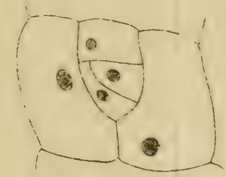
19.



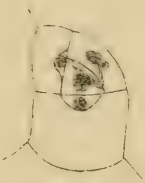
25.



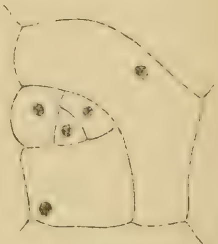
20



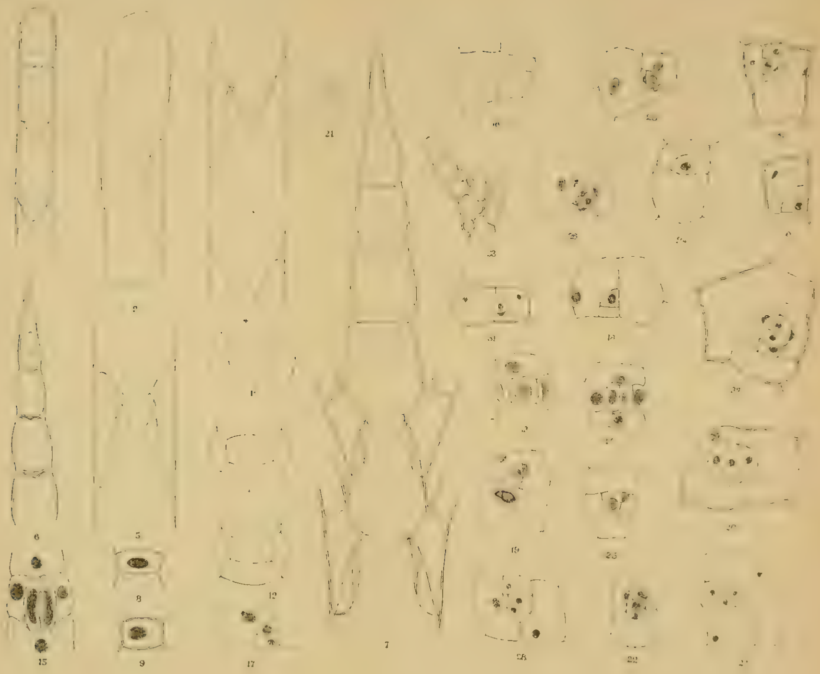
28.



22.



27.



SUR
L'ATTACHE DES CLOISONS CELLULAIRES
CHEZ LES VÉGÉTAUX

PAR

É. DE WILDEMAN [1]

Depuis que nous avons publié nos *Recherches sur l'attache des cloisons cellulaires* [2], Kny et Wahrlich ont fait paraître sur la formation et l'accroissement en épaisseur ou en surface des membranes des cellules végétales, différents travaux où se trouvent attaqués, si pas directement au moins implicitement, les résultats auxquels nous étions parvenu dans nos études [3].

Les recherches de Kny et Wahrlich, que nous associons ici, n'ont pas donné des résultats complètement semblables, elles sont d'ailleurs le fruit d'études sur des objets parfois très différents.

Ces opinions ne sont pas toujours en accord avec les idées qui commencent à se faire jour actuellement sur la mécanique cellulaire. Nous avons essayé de démontrer que le cloisonnement des cellules se fait en général suivant une règle ou même une loi générale de la physique. Cette loi, le Professeur Errera l'avait déjà énoncée en 1887 à la réunion des naturalistes de Wiesbaden; d'après elle, les membranes nouvelles qui naissent dans une cellule au sein du protoplasme, s'attachent à angle droit quand elles viennent s'appliquer sur des membranes anciennes; elles forment entre elles des angles voisins de 120° quand elles sont constituées en même temps. D'après cette même loi, si une cloison vieillit, c'est-à-dire lorsque sa tension se rapproche de celle de la cloison sur laquelle elle s'attache, l'angle primitivement de 90°, acquiert une valeur se rapprochant de 120°. En d'autres termes, l'attache et la direction des cloisons sont réglées par les lois régissant la disposition des lames liquides minces. Ces lois ont été fort bien étudiées par le physicien Plateau et par l'un de ses élèves, le Professeur Vander Mensbrugghe, de l'Université de Gand.

---

[1] Cette note a paru dans le *Bulletin de la Société belge de Microscopie*, t. XXI, 1895.

[2] *Études sur l'attache des cloisons cellulaires.* (MÉM. COUR. ET MÉM. DES SAVANTS ÉTRANGERS DE L'ACAD. DES SCIENCES DE BELGIQUE, t. LIII.)

[3] KNY, *Ueber das Zustandekommen der Membranfalten in seinen Beziehungen zur Turgordruck.* (BER. D. DEUTSCH. BOT. GESELLSCH., Bd XI, p. 377.)

WAHRLICH, *Zur Anatomie der Zelle bei Pilzen und Fadenalgen.* (SCRIPTA BOTANICA, t. IV, p. 101.)

Kny a essayé de rejeter, ou du moins de jeter un doute sur cette théorie de la mécanique cellulaire. Il cite contre les lois de la physique appliquée à la structure cellulaire, les replis des membranes des anthéridies des *Chara*, les cellules épidermiques des pétales d'un assez grand nombre de fleurs, les cellules de la couche palissadique de certaines feuilles et enfin les cloisons transverses repliées des *Spirogyra* et les bourrelets des *Oedogonium*.

Kny écrit dans les conclusions de son article cette phrase; elle est dirigée contre les idées de Errera et Berthold, et par suite contre celles que j'ai développées dans le travail déjà cité : « Das Protoplasma ist ja nicht, wie eine sehr moderne Richtung der « Protoplasmamechanik » annimmt, ein Körper, welcher nur den Molecularkräften zäher Flussigkeiten gehorcht; er ist vielmehr ein lebendiger Organismus, der die Fähigkeit der Formengestaltung besitzt. » Or tous les arguments invoqués par Kny ne peuvent, me semble-t-il, servir à réfuter le principe de la mécanique cellulaire, tel que Errera l'a énoncé pour la première fois, à savoir : « *Une membrane cellulaire, au moment de sa genèse, tend à prendre la forme que prendrait, dans les mêmes conditions, une lame liquide sans pesanteur* ».

En effet, presque tous les cas cités par Kny ne sont pas primordiaux; les replis apparaissent après coup, souvent très longtemps après que la cellule où ils naissent a revêtu une forme en rapport avec les lois de la physique moléculaire. Jamais Errera n'a dit, jamais non plus je n'ai soutenu que le principe régissant l'agencement des lames de cellulose devait s'appliquer à ces formations tardives. Nous avons envisagé la membrane lors de sa genèse, c'est-à-dire au moment où elle se différencie du protoplasme ambiant.

Kny le reconnaît pour bien des cas lui-même, et pour les cellules des *Chara* et pour celles de l'épiderme, il dit que les replis ne se constituent pas au moment de la formation de la cellule, mais bien qu'il s'écoule un certain temps avant leur formation. On peut observer dans les épidermes et dans les anthéridies de *Chara* jeunes des cellules sans replis; mais la forme de ces cellules, la manière dont elles sont agencées les unes avec les autres, sont tout à fait en accord avec les données de la physique moléculaire.

Nous pouvons également, pensons-nous, rejeter l'argument tiré des replis des cloisons transverses des cellules de *Spirogyra*.

D'après les données que l'on possède sur la formation de ces cloisons, et comme je l'ai vu souvent au microscope, les replis apparaissent quand la cloison a commencé à se former, quand elle a déjà formé un bourrelet assez notable vers l'intérieur de la cellule. Or ce bourrelet est à attache rectangulaire contre la paroi de la cellule, c'est-à-dire en accord avec les lois de la physique.

On nous a parfois fait encore cette objection : La lame séparatrice de deux cellules a, lors de sa naissance, une composition analogue à celle du protoplasme qui l'entoure ; or, pour avoir une disposition semblable à celle des lames d'eau de savon, il faut qu'il y ait deux substances bien différentes en présence, telles que, par exemple, de l'air et de l'eau de savon. Cette objection ne me semble guère valable. Il se peut, et il est même fort probable, que lors de sa naissance la lame de cellulose ait la plus grande analogie avec le protoplasme ambiant; mais il suffit pour l'application de la loi que lors de la genèse, elle possède une consistance et une composition différentes de celles du protoplasme environnant. Or, n'est-ce pas ce qui arrive. Quand la membrane est visible, elle se différencie facilement du reste des composants de la cellule, par sa réfringence et par ses caractères chimiques. Cela est très suffisant, me semble-t-il, pour justifier une comparaison entre les lames d'eau de savon et les cloisons cellulaires.

Kny touche d'ailleurs accidentellement la question de la mécanique cellulaire dans son travail; celui-ci est plutôt dirigé contre les idées de Strasburger, qui voit dans l'accroissement de la cloison et dans la formation des replis un résultat de l'*apposition*. Kny, au contraire, admet la théorie de l'*intussusception*. Mais nous n'avons pas à combattre ici l'une ou l'autre de ces théories; nous croyons d'ailleurs qu'elles entrent toutes les deux en ligne de compte dans l'accroissement en épaisseur ou en surface des cloisons cellulaires.

Le travail de Wahrlich s'occupe du cloisonnement des cellules, dans le but de savoir si la membrane se forme de la périphérie vers le centre, apparaissant sous forme d'un bourrelet appliqué contre la paroi cellulaire, ou bien si la nouvelle séparation n'est qu'un repli d'une couche interne de la membrane cellulaire. Il admet cette dernière manière de voir, et il essaie de la démontrer.

Il prend comme texte de ses recherches un principe formulé par Gobi, dans un travail publié en langue russe. Wahrlich traduit de cette manière les idées de Gobi : « Bei der Theilung zerfält das Plasma in zwei gleiche Portionen, von welchen jede, sich mit einer eigenen Membran umgebend, zu einer neuen Zelle wird, wobei die Membran der alten Zelle erhalten bleibt. So ist denn jede in der Zelle auftretende Querwand nicht eine einfache Lamelle, entstanden in Folge des Wachsthums der alten Zellmembran nach innen, d. h. sie ist nicht ein in's Innere der Zelle hineinwachsender Theil der alten Membran, wie das Strasburger zu zeigen bemüht ist, sondern eine doppelte Lamelle, welche dadurch entsteht, dass die jungen Membranen der beiden sich mit ihren Enden berührenden, neugebildeten Zellen sich hier fest an einanderlegen ».

Les idées émises par Gobi n'ont guère été discutées; elles ont paru, comme nous le disions, en langue russe, accessible à peu de botanistes.

Les expériences instituées par Wahrlich pour prouver sa thèse, ont eu pour sujet des Algues et des Champignons. Parmi les Algues, l'auteur a étudié la formation des cloisons chez trois espèces de *Spirogyra*, une espèce d'*Ulothrix* et deux d'*Oedogonium*. Plusieurs espèces de Champignons ont également servi à ces recherches.

Mais les Champignons sont des matériaux beaucoup plus délicats que les Algues, le diamètre de leurs filaments est en général trop petit pour pouvoir suivre la formation des cloisons séparatrices.

Les cellules en division, des Algues citées plus haut, ont été observées à l'état frais, fixées par l'acide chromique à 1 °/₀, ou plasmolysées par la glycérine ou une solution de sucre.

A l'aide d'un objectif fort, l'auteur parvient à observer, surtout dans les préparations fixées à l'acide chromique, non pas une lame séparatrice unique, mais un repli annulaire de la couche interne de la membrane ancienne de la cellule mère. Et dans les dessins joints au travail, il nous montre la formation du repli.

Nous avons répété pendant notre séjour au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de Nancy, les expériences de Wahrlich, en employant des matériaux analogues et surtout des *Spirogyra*. J'ai fait agir sur des filaments de ces Algues, de l'acide chromique, de la glycérine, du sucre et de l'iodure de potassium. Je n'ai pu observer, dans les cellules récemment divisées, le dédoublement de la membrane cellulaire.

Une seule fois j'ai rencontré une cloison transverse qui présentait l'apparence d'un repli, mais j'ai pu m'assurer que cette paroi n'était pas mince, que la cellule présentait un cas pathologique ; le repli était formé de lames déjà épaissies.

Supposons même que le mode de division des cellules de ces Algues soit bien celui indiqué par Wahrlich.

Quand on plasmolyse des cellules récemment divisées, l'on observe facilement le peu de consistance de la cloison nouvelle qui ondule. Ceci suffit donc pour que la loi que nous rappelions plus haut, doive encore s'appliquer ici ; nous nous trouvons en effet en présence de lames de tension très inégale : il faudra même, si elles sont doubles, qu'elles s'attachent sur la membrane primitive en formant des angles de 90°, et c'est ce qui arrive.

Nous aurons probablement l'occasion de revenir encore sur cette question ; aussi ne discuterons-nous pas plus avant les idées de

Gobi et Wahrlich, qui sont aussi un peu celles de Kny. Si nous reparlons ici de l'attache des cloisons cellulaires, c'est que nous avons eu dans ces tout derniers temps l'occasion d'étudier une cloison des plus intéressantes, mal observée, pensons-nous, par Goebel qui l'a figurée pour la première fois.

Il s'agit de cloisons des rhizoïdes d'une forme d'*Ephemerae* de Java, dont Massart a bien voulu nous communiquer des matériaux récoltés pendant son séjour au Jardin botanique de Buitenzorg.

Cette Mousse, vivant sur les feuilles, forme un grand nombre de filaments mycéliens rameux, fixés par des espèces de crampons à la surface de la feuille. A première vue, ces rhizoïdes ne rappellent en rien les rhizoïdes de nos Mousses européennes, comme on le voit en examinant les figures jointes au travail de Goebel (voyez *Ann. Jard. bot. de Buitenzorg*, t. VII, p. 66, pl. IX).

Un certain nombre des cloisons de ces rhizoïdes sont planes, en accord avec la loi de l'attache rectangulaire.

Mais dans la figure 97 de la planche citée nous trouvons le dessin d'une cloison qui devrait faire exception. Quoique ce dessin fût antérieur à la publication de notre travail, nous ne l'avions pas remarqué; mais l'exception est encore une fois apparente et la cloison de ces rhizoïdes est en tout comparable à celle du *Ballia callitricha*, dont nous avons étudié la disposition dans nos recherches antérieures. La ligne figurée par Goebel dans la cellule du rhizoïde de cette *Ephemerae*, comme celle dessinée par Magnus dans ses études antérieures sur la morphologie du *Ballia*, n'est pas la coupe de la cloison; elle représente au contraire l'attache de la membrane transverse contre la paroi interne de la cellule.

Pour pouvoir être en harmonie avec les lois de la physique moléculaire et ne pas faire exception à la règle que nous avons essayé de démontrer, il faudra trouver dans la membrane des courbures telles qu'en chaque point il existe des courbures compensatrices, c'est-à-dire égales et de signes contraires, et en outre sur tout son pourtour la cloison doit être à attache rectangulaire, en d'autres termes, la membrane devra prendre la forme d'une selle, ou l'aspect donné dans la figure 20, page 65 de nos recherches ([1]). Il faudra donc que dans les cellules des rhizoïdes de cette *Ephemerae*, on trouve les deux points d'attache latéraux (coupe optique) réunis par une ligne (coupe de la cloison) beaucoup moins concave que celle représentant la ligne d'attache sur la paroi. Or, c'est bien ce que l'on observe; en faisant mouvoir la vis de rappel, on voit très bien le dos de la selle et la courbure double de la membrane. Il est même souvent plus aisé de se rendre compte ici de la double courbure de la membrane que chez le *Ballia*, car les rhizoïdes se ramifient assez différemment et permettent d'observer des cloisons sous différentes faces. On reproduit facilement une telle cloison en faisant adhérer à une forme en fil de fer une lamelle d'eau de savon.

La seule différence existant entre la cloison du *Ballia*, et celle envisagée dans les rhizoïdes de la Mousse ici en question, réside dans l'orientation de la membrane; le dos de la selle est dirigé vers l'extrémité du filament dans la cellule du *Ballia*, tandis qu'il est dirigé vers le bas dans le rhizoïde de notre *Ephemerae*.

Mais si l'on trouve dans les rhizoïdes de cette Mousse des cloisons transverses dont les points latéraux d'attache (coupe optique) sont sur une même ligne horizontale (la cloison est en forme de selle), on peut aussi en rencontrer dont les points d'attache se trouvent sur une ligne oblique, c'est-à-dire à des niveaux différents.

Dans ce cas, la cloison devra se rapprocher beaucoup de ce qu'elle est dans les rhizoïdes de nos Mousses d'Europe; mais jamais cependant on n'observe chez cette *Ephemerae* des cloisons dont les points d'attache se trouvent sur la paroi, à des niveaux aussi éloignés l'un de l'autre qu'ils se trouvent chez nos Mousses.

La cloison, à première vue si particulière, des cellules du *Ballia* est donc une variation du type de la cloison à double courbure des Mousses, cloison qui se présente également dans d'autres cellules, comme nous l'avons vu dans notre travail antérieur. Dans les

---

([1]) De Wildeman, *loc. cit.*

cellules des rhizoïdes des *Ephemerae* épiphylles de Java, on observe entre les deux extrêmes toute une série de variations de courbure.

Si la distance des points d'attache n'est pas très considérable, et si la ligne d'attache ne présente, vue d'un côté, qu'une seule courbure assez fortement accusée, la coupe optique de la cloison sera à courbure prépondérante unique et relativement faible. Si, par contre, la ligne d'attache présente, comme chez les Mousses de nos régions, une courburée double (vue d'un côté), il faudra que la coupe optique de la cloison soit aussi doublement courbée, les deux courbures dirigées en sens inverse; c'est ce qui se présente.

Il serait donc on ne peut plus intéressant de suivre sur des échantillons vivants la formation de la cloison transverse: il est fort probable que l'on observerait dans cette Mousse, comme nous l'avions observé nous-même, la courbure du phragmoplaste, avant son attache à la paroi de la cellule mère.

Les lois de la physique moléculaire interviennent probablement dans la structure de bien d'autres éléments cellulaires, celle du protoplasme, par exemple, se ramène, d'après les recherches de Bütschli, à la structure de la mousse de savon. Cette manière de comprendre la structure de cette partie de la cellule nous paraît être la vraie, car quelle que soit la nature du liquide protoplasmique, il doit se produire en présence du suc cellulaire et des différents éléments de la cellule, et par suite du mouvement du protoplasme, une espèce de mousse au détriment du cytoplasme. Dans cette mousse, le liquide formant les lamelles sera soumis aux lois de la physique moléculaire. L'opposition qui existe entre les idées de divers auteurs et celles que Bütschli défend avec talent depuis plusieurs années, est peut-être apparente, il y a là, me semble-t-il, une question de mots sur laquelle on ne s'entend pas.

Cette structure alvéolaire du protoplasme se remarque facilement chez beaucoup d'Algues et de Champignons; nous l'avons observée dans les rhizoïdes des Mousses. C'est surtout par l'examen

---

(1) De Wildeman, *loc. cit.*, p. 64.

de matériaux vivants que l'on peut se rendre compte de cette structure du protoplasme et de la modification des alvéoles par suite des courants siégeant dans la masse du protoplasme.

Si dans certains cas cette structure n'a pas encore été observée ou est mise en doute, c'est, pensons-nous, parce qu'elle est plus difficile à bien saisir. D'après certains auteurs, Crato, par exemple, on ne peut trouver d'alvéoles dans le protoplasme des cellules à tout âge; à certain moment de sa vie, il existe des filaments. Il nous semble que même dans ces filaments, s'ils ne sont pas eux-mêmes des parois d'alvéoles, on devra trouver la même structure, et l'étude approfondie, avec des grossissements suffisants, la fera probablement découvrir.

Peut-être dans les cellules toutes jeunes de certains tissus, là où il existe un protoplasme très compact, celui-ci n'a-t-il pas encore pris sa structure alvéolaire.

Et cela se comprendrait; pour prendre l'aspect de mousse de savon, il faut en présence et le protoplasme et des liquides, ou des corps de nature chimique différente. Le protoplasme de jeunes cellules peut être très uniforme, et ne renfermer encore à ce moment aucun produit dont le contact avec lui occasionne la formation de masses alvéolaires.

Pour les cloisons cellulaires au moins, la loi que le professeur Errera avait proposée nous paraît donc s'appliquer dans la généralité des cas. Il n'y a pas actuellement un grand nombre d'exceptions, et parmi celles-ci, la plupart disparaîtront sans doute quand elles auront été étudiées en détail.

Avril 1895.

SUR DES APPAREILS

DESTINÉS A DÉMONTRER

LE MÉCANISME DE LA TURGESCENCE

ET

LE MOUVEMENT DES STOMATES

PAR

L. ERRERA (¹)

Les appareils de démonstration qui occupent, en physiologie animale, une place si considérable, sont assez peu employés jusqu'ici pour l'étude de la physiologie des plantes. Leur utilité, cependant, est incontestable; ils ne servent pas seulement à faciliter l'enseignement, ils peuvent encore, en exagérant et en rendant plus frappants certains détails des phénomènes, conduire parfois à des découvertes nouvelles.

I.

On sait que la cellule végétale adulte présente, de dehors en dedans, la membrane de cellulose, l'utricule protoplasmique (avec le noyau) et le suc cellulaire. Grâce à son pouvoir osmotique, le suc cellulaire attire et absorbe l'eau ambiante, augmente de

---

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XVI, nº 11, 1888.

volume et exerce une pression sur l'utricule protoplasmique et la membrane de cellulose qui l'enveloppent. La cellule est ainsi distendue, comme un ballon gonflé. L'accroissement de volume s'arrête lorsque l'élasticité de l'utricule protoplasmique et de la membrane fait précisément équilibre au pouvoir osmotique du suc cellulaire. A ce moment, un état de tension règne dans toute la cellule; elle est, comme on dit, *turgescente*.

Un appareil très simple (fig. 1), sorte de *cellule schématique*, peut servir à illustrer ces notions qui sont d'une grande importance dans l'enseignement de la physiologie végétale. Il se compose d'une ampoule en caoutchouc A, entourée d'un solide réseau en fil de soie et terminée à chaque bout par un petit tube rigide. Les branches du support métallique S, qui sont bifurquées à leur extrémité, reçoivent et maintiennent les tubes en question. L'un des tubes, T, est fermé; l'autre, T', est creux et porte un robinet, V. On ouvre ce robinet et l'on injecte de l'air dans l'appareil par le tube T', au moyen d'un petit insufflateur en caoutchouc B.

On comprend ce qui arrive. En insufflant de l'air, on gonfle l'ampoule qui s'applique contre le réseau et le tend à son tour. Mais celui-ci, peu extensible, s'oppose bientôt à tout accroissement nouveau de volume, et le système est tendu, rigide, turgescent. On ferme alors le robinet V.

Trois facteurs déterminent la turgescence des cellules, comme Sachs le fait remarquer dans ses excellentes *Conférences de physiologie végétale* (1) :

« 1° Il importe, dit-il, que de l'eau soit sans cesse absorbée par la cellule, grâce aux actions endosmotiques des substances dissoutes dans le suc cellulaire, et c'est là la cause première de tout le phénomène; 2° l'eau absorbée avec énergie dans la cellule ne doit pas, malgré la forte pression qu'elle exerce, en ressortir par filtration, et ce résultat est dû aux propriétés spéciales de l'utricule protoplasmique appliqué contre la membrane cellulaire; 3° l'utricule protoplasmique, à lui seul, s'oppose bien à la filtration, mais l'eau qui pénètre avec violence par endosmose finirait par le distendre de plus en plus, à la manière d'une bulle de savon, n'était la paroi de cellulose résistante et élastique dont il est entouré. En un mot, l'utricule protoplasmique résiste à la filtration, mais il est extrêmement extensible, et ce qui met un terme à son extension effective, c'est la faible extensibilité et la grande élasticité de la membrane cellulaire, qui, de son côté, se laisse facilement traverser par filtration. »

---

(1) Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 2e éd., 1887, p. 577.

J'ai tenu à citer complètement ce passage pour que le lecteur se rende bien compte de la signification de notre schéma. Les trois facteurs se retrouvent dans l'appareil : le suc cellulaire est représenté par l'air insufflé, l'utricule protoplasmique par l'ampoule de caoutchouc, la membrane cellulaire par le réseau de soie. Quoique douée d'une élasticité bien supérieure à celle du protoplasme, l'ampoule, très extensible, se gonflerait de plus en plus, n'était le réseau de soie qui, par sa faible extensibilité et sa grande élasticité, met bientôt un terme au gonflement. D'un autre côté, le réseau seul laisserait échapper l'air, et c'est l'ampoule en caoutchouc qui s'oppose à la filtration du fluide emprisonné.

Dans l'appareil, comme dans la cellule, les diverses parties prises isolément n'offrent aucune résistance, et c'est de leurs réactions mutuelles que résulte la solidité de l'ensemble.

Là ne s'arrête pas l'analogie entre notre schéma et la cellule véritable.

Qu'arrive-t-il si l'on enlève de l'eau à une cellule turgescente, soit en l'exposant à l'évaporation, soit en l'immergeant dans une solution saline ou sucrée d'un pouvoir osmotique supérieur à celui du suc cellulaire? En perdant de l'eau, le suc cellulaire diminue de volume. Tout d'abord, membrane et protoplasme suivent cette diminution, et la cellule entière se rapetisse ; mais bientôt la membrane, peu extensible, a atteint ses dimensions naturelles et son raccourcissement s'arrête, tandis que le protoplasme, très extensible, continue à suivre la diminution de volume du suc cellulaire. Il en résulte que le protoplasme se détachera peu à peu de la membrane et formera comme un sac isolé au centre de la cavité cellulaire. C'est le phénomène bien connu auquel de Vries a donné le nom de *plasmolyse*. Ajoutons que si l'expérience est conduite avec soin, la cellule reste vivante et il suffit de la plonger dans l'eau pure pour la ramener en peu de temps à son état primitif.

Revenons à notre appareil (fig. 1). Si nous ouvrons lentement le robinet V, l'air s'échappe petit à petit. Le réseau de soie et le ballon de caoutchouc suivent d'abord, ensemble, la diminution de volume de l'air (comme on le voit dans les figures 2 et 3) et restent appliqués l'un contre l'autre. Bientôt le réseau de soie, peu extensible, est arrivé à ses dimensions naturelles; mais le caoutchouc très extensible continue à revenir sur lui-même et se détache par conséquent du réseau : la plasmolyse a lieu (fig. 4).

II.

Le second appareil se rapporte aux stomates. On sait que les stomates des plantes s'ouvrent ou se ferment suivant les conditions extérieures. Grâce au beau mémoire de Mohl (1) qui est demeuré classique, et aux recherches récentes de Schwendener (2), de Leitgeb (3) et d'autres, le mécanisme du mouvement des stomates est assez bien connu.

Nous rappellerons en deux mots qu'un stomate ordinaire est formé de deux cellules semi-lunaires ou, plus exactement, en forme de graine de haricot, — les cellules stomatiques, — soudées l'une à l'autre par leurs extrémités, laissant entre elles, à leur partie moyenne, une fente — la fente stomatique — et encadrées par les cellules épidermiques environnantes. Sur une section transversale, perpendiculaire à la fente du stomate, chacune des deux cellules stomatiques présente en général une cavité cellulaire plus ou moins aplatie, souvent en forme de triangle étroit, à côtés inégaux, allongé dans le sens horizontal : les deux triangles sont tournés l'un vers l'autre par le sommet, tandis que les bases sont adossées aux cellules épidermiques voisines. La membrane des cellules stomatiques est inégalement épaissie : mince dans la partie contiguë aux cellules épidermiques et dans l'étroite portion interne qui borde la fente stomatique, elle est partout ailleurs épaisse et rigide. Dans les cas où la section est triangulaire, on représentera aisément cette disposition, en disant que la membrane est mince au sommet et à la base du triangle et fortement épaissie le long des deux autres côtés.

---

(1) H. v. Mohl, *Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen?* (Botan. Zeitung, 1856, p. 697.)

(2) Schwendener, *Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen.* (Monatsb. der k. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1881, p. 833.)

(3) H. Leitgeb, *Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate.* (Mittheil. aus dem bot. Inst. Graz, 1886, I, p. 123.)

C'est par un accroissement de turgescence que les cellules stomatiques s'écartent l'une de l'autre et ouvrent le stomate; la lumière, en particulier, produit cet effet. Lorsque ces cellules sont, au contraire, flasques ou peu turgescentes, leurs bords internes arrivent au contact et le stomate se ferme.

Sans entrer dans les détails de ce mécanisme, que Schwendener a soigneusement étudié, on voit que les deux bandes épaissies, l'une supérieure, l'autre inférieure, doivent agir comme deux lames d'acier et chercher sans cesse à aplatir la cellule stomatique, la crête interne mince faisant l'office de charnière. La cellule vient-elle maintenant à se gorger d'eau et à accroître ainsi sa turgescence, une tendance inverse se manifestera, la cellule s'efforcera d'augmenter de volume, ce qui peut se faire de deux manières : par un changement de forme de la cellule (la surface de sa membrane restant constante) ou par une extension de la membrane elle-même. D'une part, en effet, la cellule, si elle est irrégulière et aplatie, tendra à passer à une forme régulière et la plus isodiamétrique possible, puisque le cercle est la plus grande de toutes les figures de même périmètre. D'autre part, en vertu de l'épaisseur variable de la membrane, les différents éléments de surface se distendront inégalement, comme Mohl l'avait déjà compris (¹) : le

---

(¹) *Loc. cit.*, p. 702.

bord externe, convexe et mince de la cellule s'allongera le plus, tandis que les côtés qui sont épaissis, et la crête interne, plus courte que le bord externe et en outre gênée dans son extension par la soudure des cellules stomatiques l'une avec l'autre, s'allongeront beaucoup moins. Il résulte de cet inégal allongement que les cellules stomatiques se courberont, devenant concaves le long de la fente et augmentant de convexité du côté des cellules épidermiques qui les bordent; en même temps, au moins dans les cellules aplaties, on verra le diamètre vertical de la cellule augmenter, et le diamètre horizontal, c'est-à-dire la largeur, diminuer par suite de la tendance à la section circulaire (¹). La courbure et la diminution de largeur des cellules auront toutes deux pour résultat d'ouvrir la fente du stomate.

Ces diverses particularités sont faciles à démontrer au moyen de l'appareil auquel je donnerai le nom de *stomate schématique* (²). La figure 6 le représente de face, la figure 7 de côté, au $^1/_{10}$ de la

---

(¹) Mohl (*l. c.*, p. 719) indique très bien ces changements de diamètre : « Ganz constant nimmt bei Erweiterung der Spalte der in der Hälfte der Länge der Spaltöffnung gemessene Querdurchmesser der einzelnen Porenzelle ab, und bei Schliessung der Spalte in Zuckerwasser zu »; et il cite plusieurs mesures à l'appui. Il ajoute, en note, qu'il arrive dans l'*Amaryllis*, après la fermeture du stomate, que les cellules stomatiques soient encore comprimées par les cellules épidermiques environnantes; il se pourra alors qu'on les trouve plus étroites dans le stomate fermé que dans le stomate ouvert. Mais ce n'est point là, dit-il, l'état ordinaire et normal. — Cette remarque de Mohl explique peut-être, au moins en partie, pourquoi Schwendener (*l. c.*, p. 844, 864, etc.) a souvent constaté un élargissement des cellules stomatiques pendant l'ouverture du stomate. Les chiffres de Leitgeb (*l. c.*, p. 131) viennent, du reste, confirmer ceux de Mohl.

(²) Dans un travail récent, dont je n'ai eu connaissance qu'après la lecture à l'Académie de la présente note, R. Schäfer décrit un petit appareil ingénieux qui repose sur les mêmes principes que le mien (Schaefer, *Ueb. der Einfluss des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates*, Pringsheim's Jahrb., XIX, 1888, 2tes Heft, p. 203). Mais nos deux appareils n'ont de commun que le principe, celui de Schäfer étant précisément destiné à expliquer le mouvement des stomates d'*Azolla*, tout différents des stomates ordinaires par leur structure et leur mécanisme.

grandeur naturelle (¹). Il se compose de deux grandes cellules en caoutchouc, A et A′, soudées ensemble par leurs extrémités, libres au milieu, comme le montre la figure 8. Les cellules ne communiquent pas directement entre elles, mais chacune d'elles est en communication avec l'une des branches d'un tube en caoutchouc en forme d'Y, qui se termine en bas par un ajutage avec robinet v. Aux endroits t, t', où ce tube débouche dans les cellules, on a eu soin d'y loger, avant de le souder aux cellules, de petits cylindres creux en plomb. C'est par ces deux portions rigides que le tout est fixé au support métallique S, analogue à celui de notre premier appareil.

Les cellules A et A′ sont formées de feuilles de caoutchouc de 2 millimètres d'épaisseur; elles sont renforcées intérieurement par deux bandes de caoutchouc de même épaisseur mn, op, $m'n'$, $o'p'$, ainsi que l'indique la coupe (fig. 5). Ces bandes d'épaississement s'étendent sur presque toute la longueur de la cellule. La paroi a donc en réalité presque partout 4 millimètres d'épaisseur; elle n'est mince que le long de la fente stomatique en no, $n'o'$, et le long du bord libre en mtp, $m't'p'$.

Les épaississements sont destinés à simuler plus ou moins exactement ceux qui existent dans les stomates véritables et, comme ceux-ci, ils se décourbent et aplatissent la cellule quand la pression intérieure diminue. Quant à l'attache du stomate aux cellules épidermiques voisines, elle est imitée dans l'appareil par la fixation au support en t et t'.

Pour ne pas compliquer l'appareil sans nécessité, je ne l'ai pas fait entourer d'un réseau en fil de soie, comme on l'a vu pour la cellule schématique. Le réseau était destiné, on s'en souvient, à représenter la membrane de cellulose. Or, ce détail peut ici être négligé, d'autant que les feuilles épaisses de caoutchouc sont par

---

(¹) Cet appareil ainsi que le premier ont été construits avec beaucoup de soin, sur mes dessins, par la manufacture de caoutchouc Mairlot, 18, place Sainte-Gudule, à Bruxelles, où on peut se procurer la *cellule schématique* au prix de fr. 14.50, et le *stomate schématique* au prix de 21 francs. L'*insufflateur* coûte 4 francs; il sert pour les deux appareils.

elles-mêmes suffisamment élastiques et suffisamment peu extensibles. La paroi en caoutchouc de notre stomate correspond donc à la fois au caoutchouc et au réseau de soie du premier appareil, c'est-à-dire qu'elle représente et l'utricule de protoplasme et la membrane cellulaire.

Après avoir ouvert le robinet *v* (fig. 6), on comprime de l'air dans l'appareil au moyen de l'insufflateur B. Grâce à la bifurcation du tube en Y, cet air se répand d'une manière uniforme dans les deux cellules A et A'. A mesure que leur turgescence augmente, elles se gonflent, se rétrécissent un peu et s'incurvent (absolument comme il a été expliqué pour les cellules stomatiques réelles) et le stomate s'ouvre : la figure 8 le montre dans cet état, vu de face, la figure 9, de côté. Lorsque le stomate est bien ouvert, on arrête l'insufflation et on ferme le robinet.

Les chiffres suivants donneront une idée des changements de dimensions des cellules A et A', qui amènent l'ouverture du stomate artificiel. Les mesures ont été prises au compas quand cela était nécessaire ; elles sont exprimées en millimètres.

	STOMATE FERMÉ, non turgescent (fig. 6, 7).	STOMATE OUVERT, turgescent (fig. 8, 9).
	Millim.	Millim.
Largeur totale de l'appareil de *t* à *t'* .	144	133
Largeur de chaque cellule A et A' . .	72	61.5
Épaisseur de chaque cellule à sa partie moyenne *cd* (fig. 5)	19 (1)	49
Largeur de la fente stomatique à sa partie moyenne	0	10

---

(1) En comprimant les cellules de l'appareil et en chassant tout l'air qu'elles renferment, il est possible de réduire leur épaisseur encore davantage, jusqu'à 8mm5 environ. Le chiffre de 19 millimètres se rapporte aux cellules qu'on a laissées revenir librement sur elles-mêmes, après l'ouverture du robinet.

On ne saurait avoir la prétention de réaliser avec un appareil tous les menus détails qui peuvent s'observer dans le mouvement des stomates vivants. Cela va de soi. Il ne s'agit que d'un schéma. Mais on voit que ce schéma reproduit bien le phénomène dans ses traits essentiels et en quelque sorte typiques.

Schwendener attache une grande importance à la position des deux bandes d'épaississement de la cellule stomatique ; il insiste sur ce fait qu'elles sont généralement rapprochées de la fente du stomate et éloignées par conséquent des cellules épidermiques voisines. Il voit là un facteur essentiel de la courbure des cellules stomatiques sous l'influence d'une augmentation de turgescence, une cellule ainsi construite devant s'allonger davantage sur sa face externe et mince, que du côté interne où sont les épaississements (¹). La remarque est assurément fondée ; mais peut-être le savant botaniste de Berlin lui donne-t-il une portée excessive, quand il ajoute que la courbure des cellules stomatiques est « complètement exclue ou du moins rendue très difficile » dans les cas où les bandes d'épaississement sont placées symétriquement par rapport au grand axe de la cellule. La courbure ne serait ici possible, d'après lui, que par la pression des cellules stomatiques contre les membranes de l'épiderme situées en haut et en bas, c'est-à-dire aux extrémités de l'axe longitudinal du stomate. Cette courbure se ferait alors par une sorte d'écrasement des cellules stomatiques, à la façon d'une colonne trop chargée qui cède et s'infléchit au milieu de sa hauteur (²).

Or, dans notre appareil, les deux épaississements ont une disposition sensiblement symétrique : l'un (*mn*, *m'n'*, fig. 5) est rapproché du bord interne, l'autre (*op*, *o'p'*) du bord externe de la cellule ; il n'y a pas de cellules épidermiques aux deux bouts du grand axe du stomate, et cependant la courbure se produit chaque fois que la turgescence augmente. La soudure des deux cellules suffit à gêner l'extension de leur bord interne et à donner la prépondérance au bord extérieur. Ajoutons qu'en vertu de la forme des cellules

---

(¹) Schwendener, *loc. cit.*, pp. 837-838, 851, 859.

(²) *Loc. cit.*, pp. 838-839.

stomatiques, le bord extérieur est plus long que l'autre et doit déjà, pour cette raison, s'allonger davantage en grandeur absolue. En un mot, le bord interne reste en arrière dans l'allongement et devient concave, à la fois parce qu'il est le plus court et parce qu'il est le moins libre.

Il me reste à signaler un dernier fait que le stomate schématique met en lumière. Si, au lieu de s'arrêter à la phase représentée par les figures 8 et 9, on continue d'injecter de l'air au moyen de l'insufflateur, les deux cellules se rapprochent de nouveau, la courbure de la fente s'efface de plus en plus et le stomate finit par se refermer complètement (fig. 10 et 11). Cela se comprend : les cellules ayant atteint une section à peu près circulaire, l'augmentation de volume se traduira par un accroissement de leur diamètre en tous sens. En outre, toujours en vertu de la tendance à prendre la forme la plus régulière possible, la courbure des cellules stomatiques dans le sens longitudinal doit diminuer (comme dans le tube du manomètre de Bourdon), aussitôt que la pression intérieure suffit à vaincre la résistance opposée par la soudure des deux cellules.

Voici les mesures qui se rapportent à cette fermeture du stomate artificiel par turgescence extrême :

	STOMATE refermé, extrêmement turgescent (figures 10, 11).
	Millim
Largeur totale de l'appareil de *t* à *t'*	144
Largeur de chaque cellule A et A'.	72
Épaisseur de chaque cellule à sa partie moyenne *cd* (fig. 5).	72
Largeur de la fente stomatique à sa partie moyenne . .	0

On voit que la section des cellules est maintenant exactement circulaire et que leur largeur est redevenue égale à ce qu'elle était au début de l'expérience (72 millimètres).

Si donc nous supposons le stomate ouvert au maximum, comme le montrent les figures 8 et 9, nous dirons que la fente peut se rétrécir aussi bien par une augmentation que par une diminution de turgescence.

C'est précisément ce qui se voit dans beaucoup de stomates naturels. Les stomates d'une feuille demi-fanée d'*Amaryllis*, par exemple, sont tous fermés par suite de la diminution de turgescence que la perte d'eau amène. Si l'on met un fragment d'une telle feuille dans de l'eau, les cellules stomatiques en absorbent et les stomates sont ouverts au maximum au bout de cinq minutes environ; mais après une action plus prolongée, les fentes stomatiques se rétrécissent et se ferment de nouveau tout à fait (¹). Leitgeb (²) a signalé un grand nombre de faits analogues, et Sachs résumait récemment l'état de la question dans les termes suivants : La fermeture des stomates se fait surtout par manque d'eau, mais aussi, dans certaines circonstances, par excès d'eau (³).

A première vue, notre appareil rend parfaitement compte des deux phénomènes. Il faut toutefois se garder de conclure trop vite de l'identité des effets à la similitude des causes. Pour la fermeture par défaut de turgescence, le mécanisme, nous l'avons expliqué, est bien le même dans le stomate artificiel et dans les stomates véritables; mais pour le second cas, il ne semble pas qu'il en soit ainsi.

Suivant Mohl et Leitgeb, en effet, la fermeture par excès de turgescence n'est pas due à l'action des cellules stomatiques elles-mêmes. Elle provient d'un antagonisme entre les cellules stomatiques et les cellules épidermiques voisines : celles-ci finissent par se gorger d'eau plus fort que celles-là, leur turgescence l'emporte,

---

(¹) MOHL, *loc. cit.*, p. 715.

(²) *Loc. cit.*, pp. 175 sqq.

(³) SACHS, *Vorlesungen*, 2ᵉ éd., p. 232.

elles compriment le stomate et le forcent à se fermer. Cette interprétation est sans doute exacte d'une façon générale, car, si l'on détruit les cellules épidermiques en laissant les stomates intacts, l'accroissement de turgescence produit dans tous les cas un élargissement de la fente stomatique. Cependant, sans entrer ici dans la discussion approfondie du problème, on doit se demander si les stomates ne présentent rien de comparable à la fermeture de notre appareil par turgescence extrême.

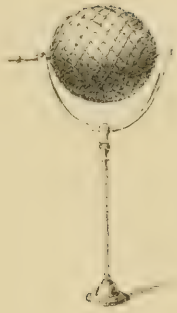


Fig. [illegible]

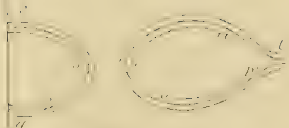


Fig. 5

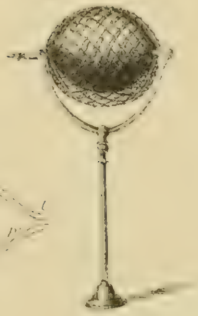


Fig. 4

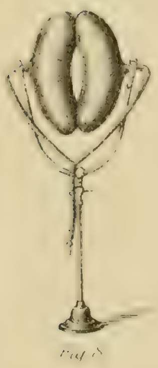


Fig. 8

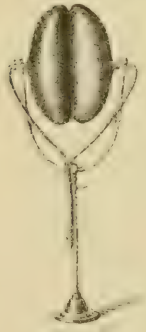


Fig. [illegible]

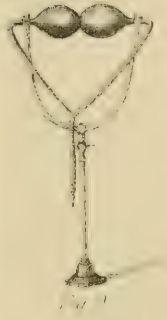
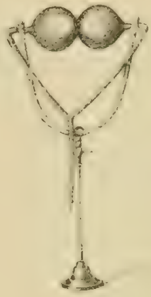
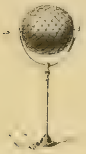
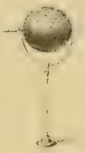
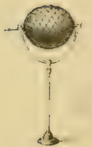


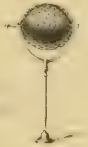
Fig. [illegible]

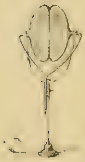


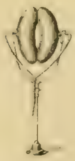


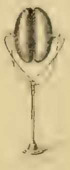


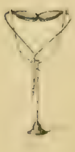


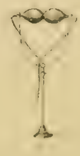


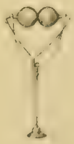












EXPLICATION DE LA PLANCHE.

FIG. 1-4. — *Cellule schématique* ($^1/_{10}$ grand. nat.). D'après des photographies. La figure 1 représente l'appareil gonflé; les figures 2, 3 montrent les phases successives du dégonflement, jusqu'à la plasmolyse (fig. 4). — A, ampoule en caoutchouc avec réseau en fil de soie; T, T', tubes; V, robinet; S, support métallique; B, insufflateur.

FIG. 5-11. — *Stomate schématique.* Les figures 6-11 sont d'après des photographies. — FIG. 5. Coupe théorique à travers la partie moyenne de l'appareil à demi gonflé ($^1/_3$ grand. nat.) : *mn*, *op*, *m'n'*, *o'p'*, bandes d'épaississement en caoutchouc; *t*, *t'*, tubes; *cd*, diamètre vertical (épaisseur) de la cellule en caoutchouc.

FIG. 6 et 7 ($^1/_{10}$ grand. nat.). — Appareil fermé, non turgescent (fig. 6 de face, fig. 7 de côté). A et A', les deux cellules en caoutchouc; *t*, *t'*, tubes; *v*, robinet; S, support métallique; B, insufflateur.

FIG. 8 et 9 ($^1/_{10}$ grand. nat.). — Appareil ouvert, modérément turgescent (fig. 8 de face, fig. 9 de côté).

FIG. 10 et 11 ($^1/_{10}$ grand. nat.). — Appareil refermé par turgescence extrême (fig. 10 de face, fig. 11 de côté).

DIE
GROSSE WACHSTUMSPERIODE
BEI DEN
FRUCHTTRÄGERN VON PHYCOMYCES (¹)

VON

Leo ERRERA

Hierzu eine Tafel.

I.

Bei manchen Mucorinen hört das Längenwachstum des Fruchtträgers, während sich an dessen Spitze das Sporangium entwickelt, vollständig auf, um nachher wieder mit erneuter Energie zu beginnen. Diese merkwürdige und wenig beachtete Tatsache wurde schon im Jahre 1870 von Abbé J. B. Carnoy (jetzt Professor an der Universität Löwen) constatirt und ausführlich beschrieben in seinen weitschichtigen *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Champignons* (²). Leider sollte aber diese Abhandlung den sogenannten Polymorphismus der Pilze beweisen, was ihr bekanntlich ebensowenig wie vielen anderen gelang. Bald wurde dieselbe von van Tieghem und Le Monnier in Frankreich, von

---

(¹) Ce travail a paru dans *Botanische Zeitung*, nᵒˢ 32 et 36, 1884.

(²) *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. IX, 2 décembre 1870, pp. 157-321, avec 9 planches

Gilkinet in Belgien, gründlich widerlegt. Daher ist wohl jetzt einiges Wahre und Interessante in derselben mit den Irrtümern ungerechterweise in Vergessenheit geraten.

Ein ganzes Kapitel, das nicht minder als 36 Seiten umfasst (*loc. cit.* S. 199-235), ist der Wachstumsgeschichte der fruchttragenden Fäden von *Phycomyces nitens* gewidmet — oder, wie Carnoy den Pilz nannte, da er ihn für neu hielt und in Rom gefunden hatte : *Mucor romanus*. Er kultivirte ihn auf Zitronen- oder Orangenvierteln. Die Zuwachse wurden einfach derart gemessen, dass eine Nadel neben eine junge Fruchthyphe in die Orange gesteckt wurde, und man alle zwei bis drei Stunden, mit einem Masstab, der in Viertelmillimeter eingeteilt war, bestimmte, um wie viel der Fruchtträger die Nadelspitze überrage. Die Beobachtung geschah mit blossem Auge oder mittelst einer Lupe. Trotz dieser etwas primitiven Methode hat Carnoy die wichtigsten Details im Wachstum der Fruchtträger mit lobenswerter Sorgfalt studirt und richtig erkannt. Das Wesentliche aus seinen umfangreichen Auseinandersetzungen dürfte man etwa folgendermassen zusammenfassen (*loc. cit.*, S. 221 und passim) :

Die grösseren Mucorinenformen und speziell *Phycomyces*, lassen in der Entwickelung ihrer Fruchtträger drei Perioden unterscheiden. Während der ersten, die 13-14 Stunden dauert, ist die Fruchthyphe spitz und entbehrt noch des Sporangiums; ihr Wachstum ist ein regelmässiges, aber ziemlich langsames. Während der zweiten, der der Verf. 20-24 Stunden zuschreibt, werden Sporangium und Sporen gebildet und bis zur Reife geführt, der Fruchtträger dagegen verlängert sich nicht oder doch nur sehr wenig. Während der dritten, 17-20 Stunden umfassenden Periode, fängt das Wachstum des Fruchtträgers von Neuem an, ist zuerst langsam, wird bald bedeutend rascher, bleibt mehrere Stunden hindurch konstant und hört dann allmählich auf. Normale Fruchtträger von *Phycomyces* erreichen, nach des Verfassers Angaben (S. 219-220), in der ersten Periode eine Höhe von 12-14 Mm., in der zweiten ist der Zuwachs nur von 0-1 $^1/_2$ Mm., in der dritten dagegen von ungefähr 50 Mm., woraus eine totale Höhe von 6-6 $^1/_2$ Ctm. sich ergibt. Kleineren Mucorinen, wie

Rhizopus, Pilobolus, fehlt die dritte Periode, was eben ihre geringe Höhe zur Folge hat.

Von dem physiologischen Zweck der bedeutenden Streckung, die in der dritten Periode erfolgt, finden wir bei Carnoy eine doppelte Erklärung (S. 222-223): entweder dient sie zur besseren Verbreitung der Sporen (was ihm aber bei der Indehiszenz der Sporangien wenig annehmlich erscheint), oder sie ist dazu bestimmt, « de produire, dans les Mucorinées, cette variété que Dieu s'est plu à répandre sur ses œuvres les plus infimes comme sur ses créatures les plus élevées ». Denn, ohnedem — so fährt der Verf. fort — würden alle Mucorinen ungefähr dieselbe Höhe haben.

Interessanter ist es hervorzuheben, dass Carnoy die Rolle des Turgors beim Längenwachstum ziemlich richtig zu würdigen weiss (*loc. cit.*, S. 225-226, 231 u. passim). Nicht ganz ohne Grund vergleicht er die *Phycomyces*-Fruchthyphe mit einer Zelle aus noch weichem Glase, auf deren Innenfläche man mittelst einer oben erweiterten Eisenstange einen beträchtlichen Druck ausübt. Er schliesst daraus, dass mit der Längsstreckung eine Abnahme im Durchmesser der Hyphe und ein Dünnerwerden ihrer Membran Hand in Hand gehen müssen. — Das ist allerdings nicht absolut nötig, denn das Längenwachstum ist nicht nur eine passive Dehnung, sondern wird auch oft genug von einer Dickenzunahme der Zelle und ihrer Membran begleitet; aber, im besonderen Falle des *Phycomyces*, scheinen die Messungen Carnoy's seine beiden Deduktionen zu bestätigen.

Carnoy erkannte ferner (*loc. cit.*, S. 230-231), dass die Längsstreckung des Fruchtträgers vorwiegend an dessen oberem Teile, gleich unterhalb des Sporangiums stattfindet. Auch den starken positiven Heliotropismus, den die Fruchthyphen seines Mucors zeigen, hat er bemerkt und er konstatirte (S. 273), dass es genüge, ein Blatt weisses Papier hinter eine Kultur, auf die vom Fenster abgewandten Seite, zu stellen, um die heliotropische Krümmung zu vermeiden.

Was der Verf. noch vom Wachstum seines Mucors sagt, ist meist dem Gegenstande und selbst der Wissenschaft fremd; so verkündet er z. B. als ein Gesetz die zufällige Tatsache, dass er den stündlichen Zuwachs während der dritten Periode gerade vier Mal grösser als während der ersten fand; endlich verbreitet er sich über die Lebenskraft, die nach ihm (S. 235) die Flüssigkeiten zwingen kann, eine andere Höhe zu erreichen, als sie nach hydrostatischen Gesetzen erreichen müssten.

Zwei Jahre später erwähnt auch Brefeld, in aller Kürze, bei *Mucor Mucedo* den Stillstand im Längenwachstum zur Zeit der Bildung des Sporangiums, und die nachherige Streckung des Fruchtträgers bis zu seiner zehnfachen Länge (¹). Ganz dasselbe hat er dann bei *Pilobolus anomalus* beschrieben (²).

Diese Tatsachen wünschte Herr Geheimrat von Sachs, speziell für *Phycomyces*, etwas näher verfolgt zu sehen, was zu den vorliegenden Beobachtungen und Messungen, die ich im Sommer 1882 im Würzburger Laboratorium ausführte, Veranlassung gab. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat von Sachs für seine wertvollen und freundlichen Ratschläge auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

II.

Die Brotwürfel, auf welche der *Phycomyces* kultivirt war, wurden in kleine Glaskästchen eingeschlossen, und das Ganze auf eine um eine vertikale Axe langsam sich drehende Scheibe gestellt, wodurch heliotropische Krümmungen ausgeschlossen blieben. Die Beobachtung geschah mittelst eines horizontalen, mit Okularmikrometer versehenen Mikroskops. Es genügt, alle diese Einrichtungen kurz anzudeuten, da sie Vines schon früher angewandt und ausführlich erläutert hat (³). Anstatt aber, wie es Vines tat,

---

(¹) O. Brefeld. *Bot. Untersuchungen über Schimmelpilze.* I. Heft, 1872. S. 12-13.

(²) Id. *ibid.*, IV. Heft, 1881, S. 62.

(³) S. H. Vines. *The influence of light upon the growth of unicellular organs.* (Arbeiten des Bot. Inst. Würzburg, II, 1878. S. 134.) — Cf. Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 1882. S. 682.

das Brot mit einer Glasglocke zu bedecken, benutzte ich kleine Glaskästchen, welche aus einem Gypsboden und vier darin befestigten vertikalen Glasplatten bestehen : eine ebene Glasplatte stört nämlich die mikrometrischen Messungen weit weniger als die Wand einer zylindrischen Glocke. Um dem Brotwürfel leichter diejenige Stellung zu geben, die man eben wünscht, ist es zweckmässig, die eine der vier Glasplatten beweglich zu lassen, indem sie in eine Vertiefung des Gypses passt. Der Gypsboden wird vor Beginn der Beobachtungen mit Wasser durchtränkt. In das Kästchen kommt, ausser der *Phycomyceskultur*, noch ein Thermometer. Eine mit feuchtem Fliesspapier überzogene Glasplatte dient dem Ganzen als Deckel.

Da das Brot in der feuchten Atmosphäre des Kästchens etwas quillt und dadurch kleine Ungenauigkeiten in den gemessenen Hyphenlängen entstehen würden (1), so empfiehlt es sich, die Beobachtung nicht gleich nach Einsetzen des Brodwürfels zu beginnen. Man kann z. B. Abends das Brod in das Glaskästchen stellen und am nächsten Morgen die Beobachtung anfangen.

Wollte man ein von den äusseren Verhältnissen möglichst unabhängiges Bild des Wachstums von *Phycomyces* erhalten, so wäre es wohl am zweckmässigsten, denselben in einem verdunkelten Zimmer, bei konstanter Temperatur, konstanter Feuchtigkeit und konstanter. künstlicher Beleuchtung, auf dem Rotationsapparat zu beobachten. Allein, da es mir wesentlich nur darauf ankam, den Wachstumsstillstand sicher zu konstatiren und unter gewöhnlichen Kulturbedingungen näher kennen zu lernen, so liess ich die Pflanze bei Tageslicht wachsen, und notirte einfach die Temperatur, die sich übrigens wenig änderte. Wie man sehen wird, ist der Gang der grossen Periode, trotz dieser nicht absolut konstanten äusseren Verhältnisse, doch leicht zu erkennen.

---

(1) Cf. ELFVING *Beitr. zur Kenntniss der physiol Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen.* (ACTA SOC. SCIENT. FENN., t. XII, 1880, p. 9.

III.

Von mehr als 75 Fruchtträgern wurden längere oder kürzere Abschnitte der « grossen Periode » in der angegebenen Weise untersucht. Aus diesen unter sich übereinstimmenden Messungen liess sich folgendes Bild vom Wachstum eines Fruchtträgers von *Phycomyces* entwerfen, wobei ich vier aufeinanderfolgende Stadien unterscheiden will, da die zweite der drei Perioden Carnoy's besser in zwei geteilt wird.

Erstes Stadium. — Aus dem Mycelium erhebt sich ein orthotroper Zweig : die Fruchthyphe. Diese wächst, zuerst mit zunehmender, dann mit längere Zeit konstanter, zuletzt mit abnehmender Geschwindigkeit — im Ganzen aber doch ziemlich langsam — senkrecht in die Höhe.

Zweites Stadium. — Nachdem die Fruchthyphe eine Länge erreicht hat, die von 1 bis über 20 Mm. variirt, beginnt sie an ihrem freien zugespitzten Ende kuglig anzuschwellen und ihr Längenwachstum steht still. Die Kugel, welche bald eine lebhaft gelbe Farbe annimmt und sich auch dadurch von ihrem glashellen oder weisslich opalisierenden Träger unterscheidet, vergrössert sich allmählich bis zu ihrem definitiven Umfang. Während dieser ganzen Zeit hat sich der Träger (bis zu dem Punkt gerechnet, wo die terminale Kugel anfängt) nicht verlängert, ja gewöhnlich ist er sogar um ein Geringes kürzer geworden (Tabelle 3 und 4), was davon herrühren kann, dass die Kugel sich zum Teil auf Kosten seines oberen Endes ausgedehnt hat und was vielleicht auch eine Abnahme in der Turgorkraft kennzeichnet.

Drittes Stadium. — Fruchtträger und Sporangium bleiben jetzt 2-3 Stunden hindurch, wenigstens äusserlich, absolut unveränderlich : weder Verlängerung jenes, noch merkliche Zunahme dieses (Tab. 4). Höchstens kann sich das Sporangium noch um einige Hundertel Millimeter (0-100μ) auf Kosten des oberen Fruchtträgerendes vergrössern (Tab. 3). Das Sporangium behält während dieses Stadiums seine gelbe, der Träger seine weissliche Farbe.

Viertes Stadium. — Nach dieser Ruheperiode zeigt nun der Fruchtträger ein neues, energisches und ausgiebiges Wachstum. Seine Wachstumsgeschwindigkeit nimmt rasch zu, erreicht einen Maximalwert, um den sie, nur geringere Schwankungen zeigend, sich viele Stunden lang hält, und sinkt allmählich bis zu Null. Während des vierten Stadiums nimmt die Membran des Trägers eine schiefergraue Färbung an, das gelbe Sporangium wird braun und dann schwarz, die schon im dritten Stadium angelegten Sporen sondern sich gegenseitig ab und gelangen zur Reife, die Columella wird gebildet.

Dafür ist auch das vierte Stadium bei Weitem das längste. Die grosse Periode des Fruchtträgers dauert nämlich im Ganzen, vom ersten Erscheinen der Fruchthyphe bis zum Ende ihres Wachstums, unter den gegebenen Kulturbedingungen (Temperatur 18-24° C.), etwa 3-5 Tage, wovon 1 Tag auf das erste, 2-3 Stunden auf das zweite, 2-3 Stunden auf das dritte und 1 $^1/_2$-3 $^1/_2$ Tage auf das vierte Stadium kommen (1). — Bei der Kleinheit der Zuwachse, die man gegen Ende der grossen Periode beobachtet, hält es natürlich sehr schwer, den Augenblick festzustellen, in welchem das Wachstum erlischt. Einige (leider während des Winters, bei einer mittleren Zimmertemperatur von 13°2 C.) auf diesen Punkt gerichteten Beobachtungsreihen haben jedoch gezeigt, dass das vierte Stadium selbst über 4 Tage dauern kann.

Die Zeit, während welcher die Wachstumsgeschwindigkeit im vierten Stadium nur wenig um das Maximum schwankt, beträgt ungefähr 12-18 Stunden : diese Zeit ist es offenbar, die sich am besten dazu eignet, den Einfluss äusserer Agentien auf das Wachstum von *Phycomyces* zu erforschen, weil die Wachstumsgeschwindigkeit gross und nahezu konstant bleibt.

---

(1) Natürlich werden die verschiedenen Stadien, besonders auch das zweite und das dritte, um so schneller zurückgelegt, je günstiger die Temperatur.

Wenn man die Zeiten als Abszissen und die entsprechenden Werte von der Wachstumsgeschwindigkeit des Fruchtträgers als Ordinaten nimmt, so erhält man nach dem Gesagten eine Kurve, welche zwei Maxima besitzt, das eine im ersten, das andere, bedeutend grössere, im vierten Stadium, und dazwischen ein Minimum im zweiten Stadium, zur Zeit des Stillstandes resp. der Verkürzung des Trägers. Errichtet man dagegen die jedesmaligen Längen der Fruchthyphe als Ordinaten, so sieht man die Stadien II und III sich als eine mehr oder weniger horizontale Strecke in der aufsteigenden Kurve hervorheben (fig. 2, 3, 5). Einige Zahlenbelege und die dazu gehörigen graphischen Darstellungen werden dieses am Besten illustriren.

Tabellen.

Die Länge der beobachteten *Phycomyces*-Fäden wurde nach jeder Umdrehung des Rotationsapparates im horizontalen Mikroskop abgelesen. Jede Umdrehung dauerte etwas weniger als 1/4 Stunde : 14 1/3 Minuten. Der Zuwachs nach je vier dieser Umdrehungen (also 57 1/3 Minuten) kann, ohne merklichen Fehler, als stündlicher Zuwachs bezeichnet werden. Nur in der Tabelle 5, wo die Zuwachse sehr bedeutend sind, wurden die Messungen auf 15 (resp. 60) Minuten umgerechnet.

Tabelle 1.

Wachstum einer Fruchthyphe von *Phycomyces* während des ersten Stadiums.

Beobachtungsdauer $9\,^{1}/_{2}$ Stunden. — 21. Juni 1882. — Hierzu Fig. 1.

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 52,1 μ.	Zuwachse in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 52,1 μ. pro $14\,^{1}/_{3}$ Min.	pro $57\,^{1}/_{3}$ Min.	*Bemerkungen.*
18,2	$11^{h}10\,^{1}/_{3}$ früh.	0	—		Die Hyphe ist anfangs ganz spitz und zeigt noch keine Spur eines Sporangium : sie ist also im I. *Stadium.* Ihre anfängliche Länge ($11^{h}10$ früh) betrug ungefähr 8,5 Mm.
18,1	$11,24\,^{2}/_{3}$	1,9	1,9		
18	11,39	3,9	2,0		
17,9	$11,53\,^{1}/_{3}$	6,1	2,2		
18	$12,7\,^{2}/_{3}$ mittags.	8,4	2,3	8,4	
18	12,22	10,7	2,3		
18	$12,36\,^{1}/_{3}$	13,3	2,6		
18	$12,50\,^{2}/_{3}$	16	2,7		
18,1	1,5	18	2,0	9,6	

Tabelle 1. (*Fortsetzung.*)

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 52,1 μ.	Zuwachse in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 52,1 μ. pro 14 1/3 Min.	pro 57 1/3 Min.	*Bemerkungen.*
18,1	1,10 1/3	20,3	2,3		
—	1,33 2/3	—	—		
—	1,48	—	—		
—	2,2 1/3	—	—	9,65 (1)	(1) Berechnet durch Interpolation.
	2,16 2/3	—	—		
—	2,31		—		
18,4	2,15 1/3	35 = 0 (2)	$\frac{14,7}{6} = 2,45$		(2) Das Mikroskop wurde gehoben um 35 Skalent. Diese Hebung verursachte einen kleinen Zeitverlust v. 1 2/3 Min., so dass die Beobachtung um $3^h 1\,^1/_3$, statt 2,59 2/3 stattfand.
18,7	3,1 1/3	2,2	2,0 (3)	9,35	
18,7	3,15 2/3	4,2	2,0		
18,6	3,30	6,8	2,6		
18,6	3,44 1/3	9	2,2		(3) Berechnet für 14 1/3 Min.
18,5	3,58 2/3	11,5	2,5	9,3	
18,5	4,13	13,9	2,4		
18,6	4,27 1/3	16,3	2,4		
18,6	4,41 2/3	19,7 = 0 (4)	3,4		(4) Das Mikroskop wiederum

<table>
<tr><td>18,3</td><td>5,24 $^2/_3$</td><td colspan="3">6</td><td>2,3</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,3</td><td>5.39</td><td colspan="3">8.1</td><td>2,1</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,2</td><td>5 53 $^1/_3$</td><td colspan="3">10.3</td><td>2,2</td><td>8,9</td><td></td></tr>
<tr><td>—</td><td>6,7 $^2/_3$ abends.</td><td colspan="3">—</td><td>—</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18.2</td><td>6,22</td><td colspan="3">15.1</td><td>$\frac{4{,}8}{2} = 2{,}4$</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,3</td><td>6,36 $^1/_3$</td><td colspan="3">17 3</td><td>2,2</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,5</td><td>6 5 $^2/_3$</td><td colspan="3">19,9</td><td>2,6</td><td>9,6</td><td></td></tr>
<tr><td>18.4</td><td>7 5</td><td colspan="3">22</td><td>2.1</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,4</td><td>7,19 $^1/_3$</td><td colspan="3">24</td><td>2,0</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,2</td><td>7.33 $^2/_3$</td><td colspan="3">26</td><td>2.0</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>18,1</td><td>7.48</td><td colspan="3">28</td><td>2.0</td><td>8.1</td><td></td></tr>
<tr><td>—</td><td>8,2 $^1/_3$</td><td colspan="3">—(5)</td><td>—</td><td></td><td>(5) II. <i>Stadium</i> : die Spitze der Hyphe beginnt, zur Bildung des Sporangiums kuglig anzuschwellen.</td></tr>
<tr><td>17.8</td><td>8,16 $^2/_3$</td><td colspan="3">32</td><td>$\frac{4}{2} = 2$</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td></td><td></td><td>Faden.</td><td>Sporangium.</td><td>Gesamtlänge.</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td></td><td></td><td>30,5</td><td>1,5</td><td>32</td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>17,8</td><td>8.31</td><td>30,5</td><td>1,5</td><td>32</td><td>0</td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>17,6</td><td>8,45 $^1/_3$</td><td>32</td><td>2</td><td>34</td><td>2</td><td>6</td><td></td></tr>
</table>

Tabelle 2.

Fruchthyphe v. *Phycomyces* : Ende d. Stadiums I, Stadien II u. III, Anfang v. Stadium IV.

Beobachtungsdauer 22 Stunden. — 11.-12. Juni 1882. — Hierzu Fig. 2.

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 90 μ.			Zuwachse in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 90 μ.		*Bemerkungen.*
					pro 14 $^1/_3$ Min.	pro 57 $^1/_3$ Min.	
	11. Juni.						
19.7	10^{h}49 früh	0					Hyphe spitz, ohne Sporangium, also im I. *Stadium.*
19,5	11,3 $^1/_3$	1,0			1,0		
19,3	11,17 $^2/_3$	1,9			0,9	2 × 1,9 = 3,8	
19,3	11,32	2.7			0,8		
19,4	11,46 $^1/_3$	3,3			0,6		
19.3	12,0 $^2/_3$ mittags.	4,0			0,7		
19,3	12,15	4,5 (¹)			0,5	2,6	(¹) Erste Spur einer terminalen Anschwellung : Anfang vom II. *Stadium.*
		Faden.	Sporangium.	Gesamtlänge.			
		4.1	0.4	4,5			
19,5	12,29 $^1/_3$	4 3	0,7	5,0	0,5		
19,5	12,43 $^2/_3$	4.5	0,9	5,4	0,4		
19.4	12,58	4,7	0,9	5,6	0,2		
19,5	1,12 $^1/_3$	4,8	1 0	5,8	0,2	1,3	
19.2	1,26 $^2/_3$	4,8	1,2	6 0	0,2		
—	1.41	—	—	—	—		
—	1,55 $^1/_3$	—	—	—	—		

19,3	2,52 2/3	4,6	2,2	6,8	0,1		
19,2	3,7	4,5	2,4	6,9	0,1	0,5 (2)	
19,2	3,21 1/3	4,6	2,4	7,0 (3)	0,1		(3) Anfang vom III. *Stadium.*
—	3,35 2/3	4,6	2,4	7,0	0		
19	3,50	4,5	2,5	7,0	0		
19	4,4 1/3	4,5	2,5	7,0	0	0,1	
18,8	4,18 2/3	4,5	2,5	7,0	0		
18,7	4,33	4,5	2,6	7,1	0,1		
18,7	4,47 1/3	4,5	2,6	7,1	0		
18,5	5,1 2/3	4,5	2,6	7,1	0	0,1	
18,5	5,16	4,5	2,6	7,1	0		
18,5	5,30 1/3	4,5	2,6	7,1	0		
18,4	5,44 2/3	4,5	2,6	7,1	0		
18,4	5,59	4,5	2,6	7,1 (4)	0	0	(4) Das Wachstum des Fruchtträgers beginnt von neuem : Anfang vom IV. *Stadium.*
18,4	6,13 1/3 abends.	4,6	2,6	7,2	0,1		
18,3	6,27 2/3	4,8	2,6	7,4	0,2		
18,2	6,42	4,9	2,9	7,8	0,4		
18,1	6,56 1/3	5,2	2,8	8,0	0,2	0,9	
18	7,10 2/3	5,6	2,8	8,4	0,4		
18	7,25	6,0	2,8	8,8	0,4		
18	7,39 1/3	6,6	2,8	9,4	0,6		
18	7,53 2/3	7,1	2,9	10,0	0,6	2,0	
	12. Juni.						
18	9^h8 früh.	> 100	2,9	> 102,9		$\frac{92,9}{14} = 6,64$	

Tabelle 3.

Fruchthyphe von *Phycomyces*. Stadien II und III, Anfang vom Stadium IV.

Beobachtungsdauer 22 Stunden. — 11.-12. Juni 1882.

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 90 μ.			Zuwachse in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 90 μ.		*Bemerkungen.*
					pro 14 1/3 Min.	pro 57 1/3 Min.	
	11. Juni.						
19,5	$11^{\mathrm{h}}1$ 2/3 früh.	8,2 (1)					(1) Hyphe spitz, ohne Sporangium, also im I. *Stadium.*
19,3	11,16	8,4 (2)			0,2		
19,3	11,30 1/3	8,8			0,4		
19,4	11,44 2/3	8,9			0,1		(2) Erste Spur einer terminalen Anschwellung : Anfang vom II. *Stadium.* Die Anschwellung wird allmählich grösser.
19,3	11,59	9,0			0,1	0,8	
19,3	12,13 1/3 mittags.	9,1			0,1		
		Faden.	Sporangium.	Gesamtlänge.			
		7,8	1,3	9,1			
19,5	12,27 2/3	7,8	1,4	9,2	0,1		
19,5	12,42	7,8	1,6	9,4	0,2		
19,4	12,56 1/3	7,8	1,7	9,5	0,1	0,5	
19,5	1,10 2/3	7,8	2,0	9,8	0,3		
19,2	1,25	7,8	2,1	9,9	0,1		
—	1,39 1/3	—	—	—	—		
—	1,53 2/3	—	—	—	—	0,48 (3)	(3) Berechnet durch Interpolation.
—	2,8	—	—	—	—		

19,3	2,51	7,7	2,4	10,1	0	0,12 (3)	
19,2	3,5 1/3	7,7	2,4	10,1	0		
19,2	3,19 2/3	7,6	2,5	10,1	0		
—	3,34	7,6	2,5	10,1	0		
19	3,48 1/3	7,6	2,5	10,1	0	0	
19	4,2 2/3	7,5	2,6	10,1	0		
18,8	4,17	7,5	2,6	10,1	0		
8,7	4,31 1/3	7,5	2,6	10,1	0		
18,7	4,45 2/3	7,5	2,6	10,1	0	0	
18,5	5	7,5	2,6	10,1	0		
18,5	5,14 1/3	7,5	2,6	10,1 (4)	0		(4) Das Wachstum des Fruchtträgers beginnt von neuem : Anfang vom IV. *Stadium*.
18,5	5,28 2/3	7,7	2,6	10,3	0,2		
18,4	5,43	7,7	2,6	10,3	0	0,2	
18,4	5,57 1/3	8,1	2,9	11,0	0,7		
18,4	6,11 2/3 abends.	8,3	2,9	11,2	0,2		
18,3	6,26	8,6	2,8	11,4	0,2		
18,2	6,40 1/3	9,1	2,9	12,0	0,6	1,7	
18,1	6,54 2/3	10,0	2,8	12,8	0,8		
18	7,9	10,8	2,9	13,7	0,9		
18	7,23 1/3	11,6	2,8	14,4	0,7		
18	7,37 2/3	12,6	2,8	15,4	1,0	3,4	
18	7,52	13,3	2,9	16,2	0,8		
	12. Juni.						
18	9^h10 früh.	> 100	2,9	> 102,9		$\frac{86,7}{14} = 6,2$	

Tabelle 4.

Fruchthyphe von *Phycomyces*. Stadien II und III, vier erste Stunden vom Stadium IV.

Beobachtungsdauer 10 Stunden. — 12. Juni 1882. — Hierzu Fig. 3.

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 51 μ.			Zuwachse in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 51 μ.		*Bemerkungen.*
					pro 14 $^1/_3$ Min.	pro 57 $^1/_3$ Min.	
18,3	10^h19 früh	22,1 (1)					(1) II. *Stadium* : Die Bildung des Sporangiums beginnt eben. Länge der Hyphe bei Anfang der Beobachtung = circa 3,5 Mm.
18,4	10,33 $^1/_3$	22,5			0,4		
		Faden.	Sporangium.	Gesamtlänge.			
		21	1,5	22,5			
18,4	10,47 $^2/_3$	21	2	23	0,5		
18,5	11,2	21	2,3	23,3	0,3		
18,5	11,16 $^1/_3$	21	2,5	23,5	0,2	1,4	
18,2	11,30 $^2/_3$	21	2,7	23,7	0,2		
18	11,45	20,8	3,4	24,2	0,5		
18	11,59 $^1/_3$	20,8	3,7	24,5	0,3		
17,75	12,13 $^2/_3$ mittags.	20,6	4,3	24,9	0,4	1,4	
17,7	12,28	20,5	4,5	25	0,1		
18,1	12,42 $^1/_3$	20,5	4,5	25	0		
18	12,56 $^2/_3$	20,4	4,7	25,1	0,1		
—	1,11	—	—	—	0	0,2	Anfang vom III. *Stadium.*
—	1,25 $^1/_3$	—	—	—	0		

18,4	2,37	20,1	5	25,1	0		(2) Das Mikroskop wurde gehoben um 17,1 Skalenteile. Diese Hebung verursachte eine Verspätung von 8 Minuten, so dass die Beobachtung um 3,42 1/3 statt 3,34 1/3 stattfand.
18,5	2,51 1/3	20,1	5	25,1	0		
18,5	3,5 2/3	20,1	5	25,1	0	0	
18,5	3,20	20,1	5	25,1	0		
		= 3 (2)	5	= 8			
18,6	3,42 1/3	3	5	8	0		
18,6	3,56 2/3	3	5	8	0	0	Anfang vom IV. *Stadium.*
18,5	4,11	3,9	5	8,9	0,9		
18,6	4,25 1/3	4,8	5	9,8	0,9		
18,5	4,39 2/3	6	5,1	11,1	1,3		
18,5	4,54	7,5	5,5	13	1,9	5,0	
18,6	5,8 1/3	9	5,6	14,6	1,6		
18,7	5,22 2/3	11	5,5	16,5	1,9		
18,7	5,37	13,6	5,5	19,1	2,6		
18,7	5,51 1/3	16	5,5	21,5	2,4	8,5	
18,8	6,5 2/3 abends.	19,1	5,5	24,6	3,1		
18,9	6,20	22,5	5,5	28	3,4		
18,7	6,34 1/3	25,5	5,5	31	3		
18,6	6,48 2/3	—	—	—	$\frac{8}{2} = 4$	13,5	
19	7,3	33,5	5,5	39 (3)	$\frac{8}{2} = 4$		(3) Um 7h3 fängt das bis dahin hellgelbe Sporangium an sich zu bräunen.
19	7,17 1/3	37,5	5,5	43	4		
19	7,31 2/3	42,5	5,5	48	5		
18,9	7,46	46	5,5	51,5	3,5	16,5	
—	8,0 1/3	—	—	—	—		
18,2	8,14 2/3	53	5,5	58,5 (4)	$\frac{7}{2} = 3,5$	2 × 7 = 14	(4) 8h14. Das Sporangium ist jetzt schön schwarzbraun.

Tabelle 5.

Fruchthyphe von *Phycomyces* im IV. Stadium.

Beobachtungsdauer 18 Stunden. — 26.-27. August 1882. — Bei dem raschen hier zu beobachtenden Wachstum war es nötig, das Mikroskop sehr häufig zu heben, da das Mikrometer nur 50 Teilstriche trägt. Daraus entstanden kleine Verspätungen in den Messungen, wie man aus den Zeitangaben ersehen wird. Die Spalte der Zuwachse gibt deshalb hier zuerst den beobachteten Zuwachs, dann denselben auf 15 resp 60 Minuten umgerechnet. — Hierzu Fig. 4.

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 51 μ.			Zuwachse des Fadens in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 51 μ.			*Bemerkungen.*
		Faden.	Sporangium.	Gesamtlänge.	Beobachteter Zuwachs.	Berechnet für ¼ Stunde.	Berechnet für 1 Stunde.	
	26. August.							
17,8	8h51 früh.	0	10,5	10,5				Kräftiger Faden. Sporangium wohlentwickelt, noch gelb.
—	9,5 ¼	—	—	—				
18,2	9,19 ½	10,5	10,5	21	$\frac{10,5}{2} = 5,2$	$\frac{11}{2} = 5,5$		
18,4	9,33 ½	15,5	10,5	26	5	5,4		
18,6	9,48	21	10,5	31,5	5,5	5,7	22,1	
—	10,2 ½	27,2	10,5	37,7	6,2	6,4		
19	10,17	33,2	10,5	43,7	6	6,2		10h17. Das Sporangium fängt eben an sich etwas zu bräunen.
19	10,32	39,3	10,5	49,8	6,1	6,1		
		geh = — 0,5	10,5	= 10				
19	10,48	5,5	10,5	16	6	5,6	24,3	

19,2	11,31	25,1	10,4 (1)	35,5	7,3	7,6		(1) Der vertikale Durchmesser des Sporangiums ist etwas kleiner geworden. Bis Ende der Beobachtung verliert derselbe allmählich 1 Skalenteil (von 10,5 zu 9,5), indem das Sporangium nach und nach von der sphäroïdalen Form in eine an der Basis verflachte (« genabelte ») übergeht.
19,2	11,45 1/2	32,1	10,4	42,5	7	7,3	27,8	
		geh. = 0	10,4	= 10,4				
—	12,1 1/2 mittags.	8,2	10,4	18,6	8,2	7,7		
19,4	12,16	16,5	10,3	26,8	8,3	8,6		
19,4	12,30 1/2	26,2	10,3	36,5	9,7	10,0		
19,5	12,45	36,5	10,3	46,8	10,3	10,7	37,0	
		geh. = — 0,1	10,3	= 10,2				
19,2	1,1	10,5	10,3	20,8	10,6	9,9		
19,2	1,15	21,1	10,3	31,4	10,6	11,4		
19,4	1,30	32,9	10,3	43,2	11,8	11,8		
		geh. = — 0,1	10,3	= 10,2				
19,3	1,45	10,5	10,3	20,8	10,6	10,6	43,7	
19,2	1,59	20,5	10,3	30,8	10	10,7		
19,4	2,13	32,2	10,3	42,5	11,7	12,5		
19,5	2,27 1/2	42,9	10,3	53,2	10,7	11,1		
		geh. = 0	10,3	= 10,3				
—	2,42	10,5	10,3	20,8	10,5	10,9	45,2	
19,3	2,56 1/4	21,4	10,2	31,6	10,9	11,5		
19,2	3,11	33	10,2	43,2	11,6	11,8		
		geh. = 1,2	10,2	= 11,4				

Tabelle 5. (*Fortsetzung.*)

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 51 μ.			Zuwachse des Fadens in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 51 μ.			*Bemerkungen.*
		Faden.	Sporangium.	Gesamtlänge.	Beobachteter Zuwachs.	Berechnet für $^1/_4$ Stunde.	Berechnet für 1 Stunde.	
19,2	3,26 $^1/_4$	13,5	10,2	23,7	12,3	12,1		
19,3	3,40	25,5	10,2	35,7	12	13,1	48,5	
19,4	3,55	38,8	10,2	49	13,3	13,3		
		geh. = 0	10,2	= 10,2				
19,3	4,9	12,3	10,2	22,5	12,3	13,2		4^{h}9. Das Sporangium ist jetzt schön schwarz.
19,2	4,23 $^1/_2$	25,8	10,2	36	13,5	14,0		
19,2	4,38	40,5	10.2	50,7	14,7	15,2	55,7	
		geh. = 0,5	10,2	= 10.7				
19,2	4,53	14,5	10,2	24,7	14	14,0		
19,2	5,7 $^1/_2$	28,3	10,2	38,5	13,8	14,3		
19,2	5,22	42,5	10,2	52,7	14,2	14,7		
		geh. = 0	10,2	= 10,2				
19,1	5,36	15,8	10,2	26	15,8	16,9	59,9	
19	5,51	32,8	10,1	42,9	17	17,0		

19,1	6,20 ½	32,7	10	42,7	16,2	16,2		
		geh. = — 1	10	= 9				
—	6,35 ¼	—	—	—	—	$\frac{33}{2} = 16,5$	66,8	
19	6,50	31,5	10	41,5	$\frac{32,5}{2} = 16,2$	$\frac{33}{2} = 16,5$		
		geh. = 0	10	= 10				
18,9	7,5	16	10	26	16	16,0		
18,7	7,19	32	10	42	16	17,1		
20,6	7,33 ½	0	10	10	—	16,5 (1)	66,1	(1) Während der Viertelstunde von 7^h19 bis 7,33 wurde eine Gaslampe in der Nähe der Kultur angezündet: daher die Temperaturerhöhung. Nach der Beobachtung von 7,33 wurde ein mit Wasser gefülltes Glasgefäss auf dem Weg der Strahlen eingeschaltet, um die Wärme etwas zu absorbiren. — Die Zahl 16,5 für 7^h33 ist berechnet als Mittel zwischen den zwei vorhergehenden und den zwei nächstfolgenden.
19,5	7,48	19 (?)	10	29 (?)	19 (?)	19,7 (?)		
19,1	8,3	32,5	10	42,5	$\frac{32,5}{2} = 16,2$	$\frac{33}{2} = 16,5$		
		geh. = 0,5	10	= 10,5				
19,1	8,17 ½	15,5	10	25,5	15	15,5		
—	8,32	—	—	—	—	$\frac{31}{2} = 15,5$	64,0	
19,1	8,46	45	10	55	$\frac{29,5}{5} = 14,7$	$\frac{31}{2} = 15,5$		
		geh. = 0	10	= 10				
19,2	9,0 ½	14	10	24	14	14,5		
19,4	9,15	30,5	10	40,5	16,5	17,1		
19,4	9,29	48,5	10	58,5	18	19,3	66,4	
		geh. = 0	10	= 10				

Tabelle 5. (*Fortsetzung.*)

Temperatur ° C.	Zeit.	Abgelesene Skalenteile. 1 Skalenteil = 51 μ.			Zuwachse des Fadens in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 51 μ.			*Bemerkungen.*
		Faden.	Sporangium.	Gesamtlänge.	Beobachteter Zuwachs.	Berechnet für ¼ Stunde.	Berechnet für 1 Stunde.	
19,4	9,44	16,2	10	26,2	16,2	16,2		
19,4	9,59	34	10	44	17,8	17,8		
		geh. = 0	10	= 10				
19,4	10,13	16	10	26	16	17,1		
19,4	10,27 ½	33	10	43	17	17,6	68,7	
19,4	10,41 ½	50	9,5	59,5	17	18,2		
		geh. = 0	9,5	= 9,5				
19,4	10,56 ½	18	9,5	27,5	18	18,0		
19,4	11,12	34,5	9,5	44	16,5	16,0		
		geh. = 2	9,5	= 11,5				
19,5	11,26 ½	14	9,5	23,5	12	12,4	64,6	
19,5	11,40	29	9,5	38,5	15	15,5		
19,5	11,55	47	9,5	56,5	18	18,0		

19,5	12,9 ½ nachts.	13,5	9,5	23	12,5	12,9	
19,5	12,24	28	9,5	37,5	14,5	15,0	61,4
19,5	12,38	44	9,5	53,5	16	17,1	
		geh. = 0	9,5	= 9,5			
19,5	12,52 ½	12	9,5	21,5	12	12,4	
19,5	1,6 ¾	28	9,5	37,5	16	16,8	
19,5	1,21 ½	44,5	9,5	54	16,5	16,8	63,1
		geh. = 0	9,5	= 9,5			
19,6	1,36	17	9,5	26,5	17	17,6	
19,6	1,50 ½	34,5	9,5	44	17,5	18,1	
		geh. = 1,5	9,5	= 11			
19,6	2,6	14	9,5	23,5	12,5	12,1	
19,6	2,21	30	9,5	39,5	16	16,0	63,8
		geh. = 0	9,5	= 9,5			
19,6	2,36	12,5	9,5	22	12,5	12,5	
19,6	2,51	27	9,5	36,5	14,5	14,5	

IV.

Wie man sieht, hört das Wachstum des Fruchtträgers in dem zweiten und dritten Stadium ganz auf. Es scheint, als ob dem Plasma immer nur ein sehr begrenztes Quantum Material für die Wandbildung zur Verfügung stünde : Wird es im Sporangium ganz verbraucht, so muss während der Zeit das Längenwachstum aufhören. Wenn trotzdem Carnoy für seine zweite Periode Zuwachse angibt, die bis 1 $^1/_2$ Mm. betragen, so rührt das davon her, dass er besagte Periode bis zu dem Zeitpunkt rechnet, an welchem das Sporangium schwarzbraun geworden und die Sporen reif sind : dieselbe umfasst also nicht allein unsere Stadien II und III, sondern auch den Anfang unseres vierten Stadiums, wodurch sich dann der von Carnoy notierte kleine Zuwachs erklärt.

Die Bräunung des Sporangiums beginnt nämlich erst 3-5 — im Winter sogar 10-14 — Stunden nach Ende unseres dritten Stadiums. Mit dem ersten Beginn der Bräunung fällt auch die Bildung der Columella und die Reifung der Sporen zeitlich zusammen. Diesem Punkt wurde einige Aufmerksamkeit zugewandt, da man wohl geneigt sein könnte, zu glauben, die Pflanze benutze das ruhige Stadium III, in welchem sie gar keine äussere Arbeit leistet, um eben in ihrem Zellinnern die Columella zu entwickeln und die Sporen zu zeitigen — wie dies denn auch Carnoy für *Phycomyces* und Brefeld für *Mucor Mucedo* behauptet haben. Meine Beobachtungen stehen aber mit einer solchen Annahme durchaus nicht im Einklang : bei keinem der zahlreichen Fäden, die ich im III. Stadium (mit Alkohol absolut oder Pikrinsäure) fixierte und mikroskopisch untersuchte, liessen sich weder reife Sporen noch eine Columella finden. Man bemerkt wohl hier, von einem gewissen Zeitpunkt ab, eine Trennung zwischen dem Protoplasma des Trägers und demjenigen des Sporangiums, aber diese Trennung geschieht durch sogenannte Hautschichten und eine Zellulosemembran war dabei niemals zu erkennen. Damit will ich aber keineswegs in Abrede stellen, dass sich während der Ruheperiode manche wichtige, unsichtbare Umlagerungen im Protoplasma des Sporangiums abspielen können, die die definitive Sonderung (¹) der Sporen vorbereiten.

Was die Dauer der verschiedenen Wachstumsperioden anbelangt, so bestehen, wie man bereits gesehen hat, zwischen Carnoy's Angaben und den meinigen einige Differenzen. Diese sind wohl teils auf die ungleichen Kulturbedingungen, teils auf die vollkommenere Methode zurückzuführen, die mir gestattete, den Anfang und das Ende jedes Stadiums schärfer zu bestimmen.

Aehnliche Umstände werden auch die meisten anderen Abweichungen zwischen unseren Resultaten bedingt haben. So erreichte die Gesamthöhe der Fäden bei Carnoy gewöhnlich nur 6-6 ¹/₂, selten 7 ¹/₂-9 Ctm. (*loc. cit.*, S. 216), während die meisten Fäden in meinen Kulturen etwa 7-12 Ctm., viele sogar 15-16 Ctm. und darüber, lang waren.

Im ersten Stadium ist der stündliche Zuwachs nach Carnoy 0,8-0,9 Mm. Bei meinen Beobachtungen schwankte diese Zahl zwischen 0,35 und 0,7 Mm., wenn man selbstverständlich von dem langsameren Wachstum in den allerersten und allerletzten Stunden absieht. Eine bei normaler Entwickelung auf Brot häufige Zahl für diesen stündlichen Zuwachs ist etwa 0,5 Mm., wie in unseren Tabellen 1 und 7.

Für das vierte Stadium stimmen unsere Messungen dagegen gut überein. Im mittleren Teil dieses Stadiums beträgt nach Carnoy der stündliche Zuwachs 3 bis 3,8 Mm., am häufigsten ungefähr 3,5 (*loc. cit.*, S. 212-214). Ich fand bei normaler Entwickelung etwa 3,1-3,6 Mm. im Sommer (cf. Tabelle 5, Mitteltemperatur 19°4 C.) und 2-2,5 Mm. im Winter (Mitteltemperatur 13°2 C.).

(¹) Cf. Büsgen, *Pringsheim's Jahrbücher*, XIII, 1882, S. 26 des Separat-Abdruckes.

V.

Hervorzuheben ist noch, wie exquisit die wachsende Zone am obersten Teile des Fruchtträgers lokalisiert ist. Will man die Verteilung des Wachstums im Fruchtträger bestimmen, so kann man zufällige Unebenheiten des Fadens oder Staubteilchen, die daran haften geblieben, als Marken benutzen. Einfacher ist es, mit einem feinen Pinsel Tuschmarken auf den Faden anzubringen, wie dies von Sachs in seinen bekannten Untersuchungen über Wurzeln geschehen ist. Indem man dann die Abstände der verschiedenen Marken von einander, zu verschiedenen Zeiten, mit dem horizontalen Mikroskop misst, sieht man, wie sich das Wachstum am Faden verteilt. Da der *Phycomyces* durch die Tuschmarken immerhin etwas gestört ist, so wird dadurch oft das Wachstum in den ersten Minuten ein wenig beeinflusst : man kann dieses leicht schliessen aus der später zu besprechenden Krümmung und aus der Tatsache, dass die Wachstumsgeschwindigkeiten, gleich nach Anbringen der Marken, von denjenigen öfters abweichen, die man für die folgenden Zeitabschnitte findet. Die Störung ist indes eine sehr vorübergehende und man gewinnt bald ganz normale Resultate : sie stimmen mit denjenigen überein, die man an unmarkierten Fäden, welche zufällige Unebenheiten zeigen, erhält (Tab. 6). Um die Verteilung des Wachstums in ihren Hauptzügen darzutun, ist also die Methode der Tuschmarken wohl brauchbar.

Man überzeugt sich bald, dass das Wachstum ausschliesslich an der Spitze oder, nachdem das Sporangium gebildet, unmittelbar unter demselben stattfindet. Die Länge der wachsenden Zone variert etwas je nach den Individuen und bei jedem Individuum unterliegt sie fortwährenden Schwankungen (Tab. 8, 9, 13), bleibt aber doch immer sehr kurz. Sowohl im ersten wie im vierten Stadium beträgt dieselbe gewöhnlich 0,2-0,5 Mm., erreicht nur selten

1 Mm. und sah ich sie in keinem Falle bis zu 2 Mm. steigen. Ich gebe in den folgenden Tabellen einige diesbezügliche Beispiele. Tabelle 14 zeigt ferner mit Hilfe der Tuschmarken, dass die im zweiten Stadium öfters zu beobachtende Verkürzung auch am obersten Ende des Fadens ihren ausschliesslichen Sitz hat.

Was die Verteilung der Wachstumsgeschwindigkeiten innerhalb der Wachstumszone anbelangt, so finden wir hier die gewöhnlichen Erscheinungen wieder. Sehr schön liess sich hier die interessante Tatsache wahrnehmen, dass der Punkt der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit sogen. *stossweise* Aenderungen in seiner Lage zeigt. Meist liegt er in der vorderen Hälfte der wachsenden Zone, oder nahe deren Mitte, und er rückt natürlich im Ganzen vorwärts; aber bei hinreichend rasch aufeinanderfolgenden Beobachtungen bemerkt man, dass er nicht unbedeutend hin und her schwankt. Das Nähere wird man in den Tabellen finden. Unter der Rubrik « Wachstumsgeschwindigkeit » habe ich das Wachstum der Längeneinheit während der Minute für die verschiedenen Abschnitte der wachsenden Region, in Prozenten der Länge jedes Abschnittes berechnet. (Ist l die Länge eines Abschnittes zu irgend einer Zeit, und l' dieselbe nach t Minuten, so ist die hier besprochene Wachstumsgeschwindigkeit $= \frac{100(l'-l)}{l \cdot t}$.

In einem Falle konstatierte ich, für eine kurze Zeit, zwei ausgesprochene Maxima der Wachstumsgeschwindigkeit an demselben Faden (Tab. 8, 12^{h}24 bis 12^{h}45); da dieses aber gleich nach dem Anbringen der Marken stattfand, so ist vielleicht, aus den oben angeführten Gründen, kein allzu grosses Gewicht darauf zu legen.

Jedenfalls möchte ich aber besonders betonen, wie viel besser die fortwährenden stossweisen Aenderungen, welche die wachsende Region in ihrer Länge zeigt, die Wachstumsgeschwindigkeiten in ihrer Verteilung, der Ort des maximalen Wachstums in seiner Lage, sich durch die Theorie von dem Flächenwachstum durch Dehnung, Sprengung und Apposition, als durch die Intussusceptionslehre erklären lassen.

Tabelle 6.

Fruchthyphe von *Phycomyces* in den letzten Stunden des Stadium I; zu Anfang der Beobachtung etwa 5,5 Mm. lang. — Die Hyphe zeigte zufällig etwas unterhalb der Spitze einen kleinen erweiterten Teil. Für die Messungen waren also, im Faden selbst, drei Anhaltspunkte gegeben, nämlich von unten nach oben : die Basis der Erweiterung, die mit *a* bezeichnet werden soll, deren oberes Ende, *b*, und die Spitze des Fadens *c*. Anfangs betrug der Abstand *ab* 9 Skalenteile (= 225 µ; 1 Skalenteil = 25 µ), und *bc* 14 (= 350 µ). Die Tabelle gibt die abgelesenen Skalenteile an : wie man sieht, war hier die wachsende Zone auf den Abschnitt *bc* beschränkt, mass also um 3^h15 höchstens 14 Skal. = 350 µ.

Da die Beobachtung in diesem Falle ohne Drehung des Rotationsapparates stattfand, so zeigte der Faden bald eine heliotropische Krümmung, die ihr Maximum 7-8 Skalenteile = 175-200 µ unter der Spitze hatte. (In allen übrigen Fällen waren heliotropische Krümmungen ausgeschlossen, weil die Beobachtung mit Drehung des Apparates erfolgte, oder — für den Faden der Tab. 7 — die Kultur zwischen je zwei Beobachtungen mit einem schwarzen Pappzylinder bedeckt wurde.) — 15. Juni 1882.

Temperatur °C.	Zeit	1 Skalenteil = 25 µ.					Wachstumsgeschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l \cdot t}$		Länge der wachsenden Region	
		a	*b*	*c*	*ab*	*bc*	*ab*	*bc*	in Skalenteilen 1 Skal. — 25 µ.	in µ.
17,7	3^h15	2	11	25	9	14	0	0,41	< 14	< 350 µ
18	3,50	2	11	27	9	16	0	0,75		
17,7	4,15	2	11	30	9	19	0	0,53		
18,5	5,25	2	11	37	9	26	0	0,50		
17,5	7,20	2	11	52	9	41				
	8	Beginn der Sporangienbildung								

Tabelle 7.

Fruchthyphe von *Phycomyces* im Stadium I, zu Anfang der Beobachtung 59,3 Skalenteile lang (= 3 Mm.; 1 Skal. = 51 µ). Auf dieselbe wurden neun Tuschmarken aufgetragen, die ich von unten nach oben mit den Buchstaben *b* — *j* bezeichne; ausserdem bedeutet *a* die Basis (d. h. den Punkt, wo der Faden sich aus dem Brot erhebt) und *k* die freie Spitze. Folgende Tabelle gibt die Abstände je zweier Marken in Skalenteilen. Die wachsende Region war auf den Abschnitt *jk* beschränkt, betrug also um 1^h40 höchstens 4,9 Skal. = 250 µ. — Beobachtet ohne Rotation des Apparates, aber die Kultur zwischen je zwei Beobachtungen mit einem schwarzen Pappzylinder bedeckt: also Wachstum im Dunkeln. — 23. August 1882.

Temperatur °C.	Zeit.	1 Skalenteil = 51 µ.										Wachstumsgeschwindigkeit pro Minute in Proz. $\frac{100(l'-l)}{l \cdot t}$		Länge der wachsenden Region	
		ab	*bc*	*cd*	*de*	*ef*	*fg*	*gh*	*hi*	*ij*	*jk*	*aj*	*jk*	in Skal. 1 Skal. = 51 µ.	in µ.
20,6	1^h,40	2	6,5	1	6,7	3,6	14,1	7,5	7,6	5,4	4,9	0	2,96	< 4,9	< 250
	3,45	2	6,5	1	6,7	3,6	14,1	7,5	7,6	5,4	23				
	5,45	2	6,5	1	6,7	3,6	14,1	7,5	7,6	5,4	43				

Tabelle 8.

Fruchthyphe von *Phycomyces* im Stadium I. — Diese Tabelle und die folgende zeigen, dass die Länge der wachsenden Region nicht konstant bleibt. Es wurden zuerst drei Tuschmarken, *a*, *b*, *c*, auf den Faden aufgetragen; *d* bezeichnet die freie Spitze. Später wurden neue Marken, *e*-*l*, auf demselben Faden aufgezeichnet, wobei *l* die freie Spitze bedeutet. Die Zahlen sind die im Mikroskop abgelesenen Skalenteile. In der letzten Spalte habe ich jedesmal die Grenzen, zwischen welchen die Länge der wachsenden Region liegt, in Mikromillimeter umgerechnet. — 24. August 1882.

Temperatur °C	Zeit.	1 Skalenteil = 51 μ.				Wachstumsgeschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l\cdot t}$			Länge der wachsenden Region	
		a	*b*	*c*	*d*	*ab*	*bc*	*cd*	in Skalent 1 Skal. = 51 μ.	in μ.
—	12h24	0	4	5,7	8,6	2,20	0	2,63	> 4,6 < 8,6	> 235 < 440
20,1	12,45	0	5,8	7,5	12	0	1,47	2,56	≧ 6,2 < 12	≧ 315 < 610
—	1,5	0	5,8	8	14,8	0,19	2,02	1,31	≧ 9 < 14,8	≧ 460 < 755
20,3	1,23	0	6	9	17,4	0	0,35	2,57	≧ 11,4 < 17,4	≧ 580 < 890
20,2	1,42	0	6	9,2	21,7	0,01	0,14	1,67	≧ 15,7 < 21,7	≧ 800 < 1105
20	3,55	0	6,1	9,9	50,2					

Temperatur °C	Zeit.	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*k*	*l*	*ef*	*fg*	*gh*	*hi*	*ij*	*jk*	*kl*	in Skalent 1 Skal. = 51 μ.	in μ.
19,8	4,16	0	2	7	9,7	13	15	17,5	20,2	0,47	0,25	0	0,85	0,31	0,62	0,69	≦ 20,2	≦ 1030
19,9	4,48	0,2	2,5	7,9	10,8(?)	14,8	17	20	23,3	0	0	0	0	0,45	1,00	2,35	> 6,3 < 8,5	> 320 < 435
19,7	5,28	0,2	2,5	7,9	10,6	14,8	17,4	21,6	28									

Tabelle 9.

Fruchthyphe von *Phycomyces* im Stadium I. *a-c* Tuschmarken, *d* freie Spitze; *e-i* neue Tuschmarken, *j* Spitze. Das Uebrige wie in Tabelle 8. — 24. August 1882.

Temperatur °C.	Zeit.	1 Skalenteil = 51 µ.				Wachstumsgeschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l\cdot t}$			Länge der wachsenden Region	
		a	*b*	*c*	*d*	*ab*	*bc*	*cd*	in Skalent. 1 Skal. = 51 µ.	in µ.
—	12h26	17	23	25	27				> 4 < 10	> 205 < 510
20,1	12,45	17	23,5	25,7	29,2	0,44	0,53	1,32	> 5,7 < 12,2	> 290 < 620
	1,3	17	24	26,7	31,7	0,43	1,26	2,38	> 7,7 < 14,7	> 395 < 750
20,3	1,23	17	24,2	27,5	34,5	0,14	1,11	2,00	> 10,3 < 17,5	> 525 < 890
20,2	1,42	17	24,4	27,8	37	0,15	0,16	1,65	< 9,2	< 470
20	3,55	17	24,4	27,8	60	0	0	1,88		

Temperatur °C.	Zeit.	*e*	*f*	*g*	*h*	*i*	*j*	*ef*	*fg*	*gh*	*hi*	*ij*	in Skalent.	in µ.
19,8	4,21	4,2	15,2	16,2	19	28,5	30						> 1,5 < 11	> 75 < 560
19,9	4,41	4,2	15,2	16,2	19	29,5	31	0	0	0	0,53	0	> 1,5 < 12	> 75 < 610
19,7	5,24	4,2	15,2	16,2	19	31,5	34,1	0	0	0	0,44	2,17		

Tabelle 10.

Fruchthyphe von *Phycomyces* am Anfang des Stadium IV; Sporangium noch gelb. Es bezeichnet *a* eine Tuschmarke, *b* den Insertionspunkt des Sporangiums. Das Uebrige wie in Tabelle 8. — Am Ende dieser Beobachtung, um 12^h7, wurde der Faden in Alkohol fixiert: die Sporen sonderten sich eben von einander ab, eine uhrglasförmige Grenzschicht trennte das Plasma des Trägers von demjenigen des Sporangiums, aber es gab zwischen beiden keine Zellulosemembran. — 24. August 1882.

Zeit.	1 Skalenteil = 51 μ.		Wachstumsgeschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l \cdot t}$	Länge der wachsenden Region	
				in Skalenteilen. 1 Skalenteil = 51 μ.	in μ.
	a	*b*	*ab*		
11^h19	10	15,2		5,2	265
			0,81		
11,50	10	16,2			
			1,18		
12,7	10	17,8			

Tabelle 11.

Fruchthyphe von *Phycomyces*, 25 Mm. lang, im Stadium IV; Sporangium noch gelb. *a-e* Tuschmarken, *f* Insertionspunkt des Sporangiums. Sonst wie in Tabelle 8. — Um 9^h59 zeigte der Faden eine leise Krümmung, die ihr Maximum 8 Skal. = 410µ unterhalb des Sporangiums hatte, also in der Zone des maximalen Wachstums, *cd*. — 25. August 1882.

Temperatur °C.	Zeit.	1 Skalenteil = 51 µ.						Wachstums-geschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l}$					Länge der wachsenden Region	
		a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*ab*	*bc*	*cd*	*de*	*ef*	in Skalent. 1 Skal. = 51 µ.	in µ.
18,7	9^h39	0	3,9	12	20	22	25,5						> 13,5 < 21,6	> 685 < 1100
								0	0,31	1,06	2	0		
18,9	9,59	0	3,9	12,5	22,2	25	28,5						> 16 < 24,6	> 815 < 1255
								0	0,72	1,48	0,22	0,18		
19	10,15	0	3,9	13,5	25,5	28,4	32							

Tabelle 12.

Fruchthyphe von *Phycomyces*, 25 Mm. lang, im Stadium IV; Sporangium noch gelb. *a*-*e* Tuschmarken, *f* Insertionspunkt des Sporangiums. Sonst wie in Tabelle 8. — Um 11h.41 zeigte auch dieser Faden eine leise Krümmung. — 25. August 1882.

Temperatur °C.	Zeit.	1 Skalenteil = 51 μ.						Wachstumsgeschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l \cdot t}$					Länge der wachsenden Region	
		a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*ab*	*bc*	*cd*	*de*	*ef*	in Skalent. 1 Skal. = 51 μ.	in μ.
19,6	11.7	1	13	25	27	31	40,5						> 15,5 < 27,5	> 790 < 1400
								0	0,37	0,56	1,11	0,99		
	11.25	1	13	25,8	28	32,8	44						> 11,2 < 16	> 570 < 815
								0	0	0	0,91	1,28		
	11.41	1	13	25,8	28	33,5	47							

Tabelle 13.

Fruchthyphe von *Phycomyces*, im Stadium IV; das Sporangium beginnt braun zu werden. *a*-*d* Tuschmarken, *e* Insertionspunkt des Sporangiums. Sonst wie in Tabelle 8. — Um 12^h25 zeigt der Faden eine leise Krümmung, die ihr Maximum 4 Skalenteile = 205µ unterhalb des Sporangiums hat, also in der Zone des stärksten Wachstums, *de*. — 25. August 1882.

Temperatur °C.	Zeit.	1 Skalenteil = 51 µ.					Wachstums-geschwindigkeit pro Minute in Prozenten $\frac{100\,(l'-l)}{l\cdot t}$				Länge der wachsenden Region	
		a	*b*	*c*	*d*	*e*	*ab*	*bc*	*cd*	*de*	in Skalent. 1 Skal. = 51 µ.	in µ.
19,5	12^h7	0	12	23.5	34,5	41,5					> 29,5 < 41,5	> 1500 < 2115
							0,23	0,49	0,51	1,1		
19,7	12,25	0	12,5	25	3	45.5					> 20,5 < 23	> 1045 < 1175
							0	0,27	1,11	0		
20	12,40	0	12,5	25,5	39,5	48						

Tabelle 14.

Fruchthyphe von *Phycomyces* in den Stadien I, II und III. *a*, *b* Tuschmarken, *c* freie Spitze. Um 12^h20 bildete sich eine schwache terminale Anschwellung, als Beginn des Sporangiums : ich bezeichne die Basis dieser Anschwellung mit *c'*. Die Tabelle gibt die Abstände in Skalenteilen (1 Skalenteil = 51μ) : wie man sieht, ist der Abstand *bc'* von 12^h20 bis 5^h30 um etwa 40μ kleiner geworden. — 31. Juli 1882.

Temperatur °C	Zeit.	1 Skalenteil = 51 μ.			
		ab	*bc*		
19,3	11^h50	29	24,8		
			Faden *bc'*	Sporangium *c'c*	Gesamtlänge *bc*
19,3	12,20	29	26,8	1,7	28,5
19,8	12,50	29	26,6	3,2	29,8
19,3	5,30	29	26	5,5	31,5
18,7	7,45	29	26	5,5	31,5

VI.

Nach den bekannten Eigenschaften wachsender Pflanzenteile ist anzunehmen, dass der oberste Teil des Fruchtträgers von *Phycomyces*, der allein wächst, ganz vorwiegend dehnbar und gedehnt, und am wenigsten resistent ist. Ein kleiner Versuch, der in den botanischen Laboratorien schon seit mehreren Jahren bekannt, doch meines Wissens noch nicht näher verfolgt wurde, gibt von dieser Localisierung einen hübschen Beweis.

In dem vierten Stadium ist es klar, dass das mit reifen Sporen dicht erfüllte Sporangium für den langen, dünnwandigen Träger ein recht bedeutendes Gewicht darstellt und nur Dank seiner starken Turgeszenz vermag dieser straff zu bleiben. Verwundet man also den Fruchtträger und entzieht man ihm eine Menge Wasser, indem man ihn mit einer rotglühenden Nadel anrührt, so hört der Turgor plötzlich auf, und der Faden muss umknicken. Wo wird aber diese Umknickung erfolgen? *Offenbar an der Stelle, für welche das Verhältnis des Biegungsmomentes zur Festigkeit des Fadens sein Maximum erreicht.* Hätte der Faden überall eine gleiche Beschaffenheit, so wäre jetzt gewiss die Verwundungsstelle der Punkt des geringsten Widerstandes, und die Knickung würde sich dort zeigen, besonders wenn die Verwundung nahe der Basis geschieht, also an einer Stelle, wo das Biegungsmoment gross ist. Das findet denn auch statt bei ganz alten, ausgewachsenen Fäden, die somit keine Wachstumszone mehr besitzen. So lange aber das energische Wachstum des vierten Stadiums dauert, ist der Faden durchaus nicht homogen, er hat unterhalb des Sporangiums eine stark gedehnte und wenig resistente Zone, und man versteht, dass die Umknickung in dieser stattfinden kann, trotz des kleinen Hebelarmes, auf dem das Gewicht des Sporangiums hier wirkt. Nach der Verteilung des Wachstums zu urteilen, liegt für diese Zone selbst das Minimum der Festigkeit in dem mittleren Teil; dagegen wächst der Hebelarm und folglich auch das Biegungsmoment kontinuirlich von oben nach unten im Fruchtträger. Da nun das Verhältnis dieser beiden Grössen die Umknickungsstelle bestimmt, so erklärt sich die auffallende Tatsache, dass ein Fruchtträger im vierten Stadium, den man an der Basis mit einer heissen Nadel anrührt, *nicht an der Basis, sondern* 0.2-2 Mm. (*am häufigsten etwa* 0.5-1 Mm.) *unter dem Sporangium, gerade am unteren Ende der Wachstumszone, umknickt.* Der Umknickungspunkt entspricht hier dem Maximum des Biegungsmomentes in der Zone des Minimums der Festigkeit.

Man könnte den Fruchtträger im vierten Stadium einigermassen mit einer Glasröhre vergleichen, an welcher oben ein kurzer Kautschukschlauch angebracht ist, dem eine massive Kugel aufsitzt. So lange Glas- und Kautschukrohr mit Flüssigkeit strotzen, ist das Ganze steif und die Kugel wird emporgehalten; macht man aber ein kleines Loch in das Glasrohr, so verschwindet die Turgeszenz und eine Knickung zeigt sich an der Basis des Kautschukschlauches.

Im vierten Wachstumsstadium gelingt der niedliche Versuch immer, dagegen erfolgt im zweiten und dritten Stadium, wo die Wachstumszone sozusagen zeitweise verschwindet, die Knickung manchmal nahe beim Sporangium, manchmal an der Verwundungsstelle. Im ersten Stadium beobachtet man eine Schrumpfung eher als eine deutliche Knickung des Fadens, da dort kein Sporangium, also kein terminales Gewicht, vorhanden ist. Nach Beendigung des Wachstums erhält man, wie schon bemerkt, die Knickung an der Verwundungsstelle selbst.

VII.

In der wachsenden Zone allein finden bekanntlich die Reizkrümmungen statt, wovon unsere Tabelle 6 für den Heliotropismus, 11 und 13 für Kontaktreize Beispiele liefern.

Ich habe schon oben angedeutet, dass das Markieren mit Tusche als Kontaktreiz auf die Fruchtträger von *Phycomyces* wirkt, aber nur auf solche, die bereits ihr Sporangium gebildet haben. Junge Fäden, welche noch spitz sind, wachsen ungestört weiter; ältere, im vierten Stadium befindliche, krümmen sich dagegen dicht unterhalb des Sporangiums, und zwar derart, dass die mit Tusche betupfte Seite konkav wird. Die wachsende Region ist allein reizbar: eine Marke, die auf dem ausgewachsenen Teil des Trägers angebracht wird, bleibt wirkungslos. In der wachsenden Region selbst erfolgt die Krümmung nicht notwendigerweise an dem Punkt, der mit Tusche markiert wurde, sondern immer an der Stelle der grössten Wachstumsgeschwindigkeit: bis zu dieser wird der Reiz jedesmal fortgeleitet. Die Krümmung erscheint schon nach wenigen Minuten. Nachdem dieselbe eingetreten ist, wächst der

Faden nicht in der neuen Richtung, sondern wieder senkrecht fort, und die Krümmung bildet nur eine lokale Ausbuchtung. — Haben wir es hier wirklich mit einer Reizerscheinung zu tun? Dass die Tuschmarke nicht einfach osmotisch wasserentziehend wirkt, erhellt schon daraus, dass die chinesische Tusche eine Suspension und keine Lösung in Wasser gibt : lebende Zellen werden in derselben nicht plasmolysirt, sie leben munter darin weiter. Aber auch als eine rein mechanische, lokale Zusammenziehung der stark gedehnten Membran, welche die Tuschmarke ja bei ihrem Austrocknen verursachen könnte, ist die Krümmung schwerlich aufzufassen, da sie nicht immer da erfolgt, wo die Marke angebracht wurde, vielmehr an der Stelle der maximalen Wachstumsgeschwindigkeit. Näher festzustellen bleibt jedoch, ob eine solche Zusammenziehung nicht bei der Erscheinung mitwirkt. Uebrigens scheint ein leiser Druck, z. B. mit einer Borste oder einer Nadel, in ähnlicher Weise wie die Tuschmarken als Kontaktreiz zu wirken.

Ich begnüge mich damit, diese neue Kategorie von Krümmungen bei *Phycomyces* erwähnt zu haben, und möchte nur durch diese unvollständigen und nebenbei gesammelten Erfahrungen die Aufmerksamkeit auf den Gegenstand lenken (1).

VIII.

Die hier näher studirten vier Stadien der grossen Periode finden sich ausser bei den normalen Fruchthyphen von *Phycomyces* auch bei denjenigen, die manchmal als kleine Seitenzweige an den ausgewachsenen Fruchtträgern entstehen. Eine solche Zweigbildung ist besonders häufig in recht feucht gehaltenen Kulturen, und erfolgt immer nur in der terminalen wachsenden Zone des Trägers, welche allein gewissermassen im meristematischen Zustand ist. Es bildet sich dann eine Querwand dicht unterhalb des alten Sporangiums, und der kleine Seitenzweig entsteht etwas tiefer als die Wand, in offener Kommunikation mit dem alten Fruchtträger. Am leichtesten erhält man diese Verzweigung, wenn man das alte Sporangium durch leise Berührung aufbricht und die Columella auf diese Weise bloslegt.

---

(1) Es dürfte zweckmässig sein, die Krümmungen, welche durch Kontaktreize hervorgerufen werden (Wurzeln, Ranken etc.), gleich anderen ähnlichen Krümmungen, durch einen besonderen Ausdruck zu bezeichnen, wofür ich mir den Namen *Haptotropismus* (ἅπτομαι, berühren) vorzuschlagen erlaube.

Bei *Mucor Mucedo* und *M. stolonifer* konnte ich ebenfalls den Wachstumsstillstand während der Bildung des Sporangiums konstatiren. Die Fruchtträger von *M. stolonifer* haben aber dann ihr Wachstum beendigt : sie entbehren des vierten Stadiums, während die von *Mucedo*, gleich denen von *Phycomyces*, noch eine enorme nachherige Streckung zeigen.

Brüssel, im Januar 1884.

ERKLÄRUNG DER TAFEL.

In diesen Figuren sind die Zeiten immer auf der Abszissenaxe aufgetragen, während die entsprechenden Temperaturen (*t*), Längen der Hyphen (*l*), viertelstündlichen (*z*) und stündlichen (4*z*) Zuwachse, als Ordinaten errichtet sind. Die Figuren 1-4 sind nach den Beobachtungen, die in den Tabellen verzeichnet sind, so genau als möglich konstruirt; die Figur 5 ist schematisch.

Fig. 1. Wachstum der Fruchthyphe der Tabelle 1.

Skala. Abszissen : 2 Mm. = 14 $^1/_3$ Minute.

Ordinaten : *t* (Einteilung rechts innerhalb des Rahmens der Figur) : 2 Mm. = 1° C.

l (Einteilung rechts ausserhalb des Rahmens) : 2 Mm. = 10 Skalenteile des Mikrometers zu je 52,1 μ.

z (dieselbe Einteilung wie für *l*, nur dass man sich die Zahlen durch 10 dividirt denken muss) : 2 Mm. = 1 Skalenteil zu 52,1 μ.

4*z* (Einteilung links) : 2 Mm. = 4 Skalenteile zu 52,1 μ.

Fig. 2 und 3. Wachstum der Fruchthyphen der Tabelle 2 (Fig. 2) und der Tabelle 4 (Fig. 3).

Vom ersten Erscheinen des Sporangiums an teilt sich die Kurve *l* in zwei Arme : der untere bezieht sich auf die Länge des Fadens, der obere auf die Gesamtlänge der Fruchthyphe inkl. Sporangium. Die Kurven *z* und 4*z* beziehen sich immer auf die Zuwachse der gesamten Fruchthyphe.

Skala Fig. 2. Abszissen : 1 Mm. = 14 $^1/_3$ Min.

Ordinaten : *t* (obere Einteilung rechts, innerhalb des Rahmens) : 2 Mm. = 1°C.

l (Einteilung ausserhalb des Rahmens): 10 Mm. = 1 Skalenteil des Mikrometers zu 90 μ.

z (dieselbe Einteilung wie für *l*) : 10 Mm. = 1 Skalenteil zu 90 μ.

4*z* (untere Einteil. rechts innerhalb des Rahmens) : 10 Mm. = 4 Skalenteile zu 90 μ.

Skala Fig. 3. Abszissen : 1 Mm. = 14 $^1/_3$ Min.

Ordinaten : *t* (obere Einteilung links, ausserhalb des Rahmens) : 2 Mm. = 1° C.

l (Einteil. rechts) : 5 Mm. = 1 Skal. des Mikrometers zu 51 μ.

z (untere Einteil. links ausserhalb des Rahmens) : 5 Mm. = 1 Skal. zu 51 μ.

4*z* (Eint. links innerhalb des Rahmens) : 5 Mm. = 4 Skal. zu 51 μ.

Fig. 4. Wachstum der Fruchthyphe der Tabelle 5.

Skala. Abszissen : 2 Mm. = 1 Viertelstunde.

Ordinaten : *t* (Einteil. links) : 2 Mm. = 1° C.

l (äussere Eint. rechts) : 2 Mm. = 10 Skal. des Mikrometers zu je 51 μ.

z (dieselbe Eint. wie für *l*, nur dass man sich die Zahlen durch 10 dividirt denken muss) : 2 Mm. = 1 Skal. zu 51 μ.

4*z* (innere Eint. rechts) : 2 Mm. = 4 Skal. zu 51 μ.

Fig. 5 Schema des ganzen Wachstums einer Fruchthyphe von *Phycomyces*, nach den Mittelwerten vieler Beobachtungsreihen konstruirt.

Skala Abszissen : 1 Mm. = 1 Stunde.

Ordinaten : *l* (Eint. rechts) : 1 Mm. = 1 Mm., also natürliche Grösse.

4*z* (dieselbe Eint., nur dass man sich die Zahlen durch 10 dividirt denken muss) : 10 Mm. = 1 Mm., also zehnfach vergrössert.

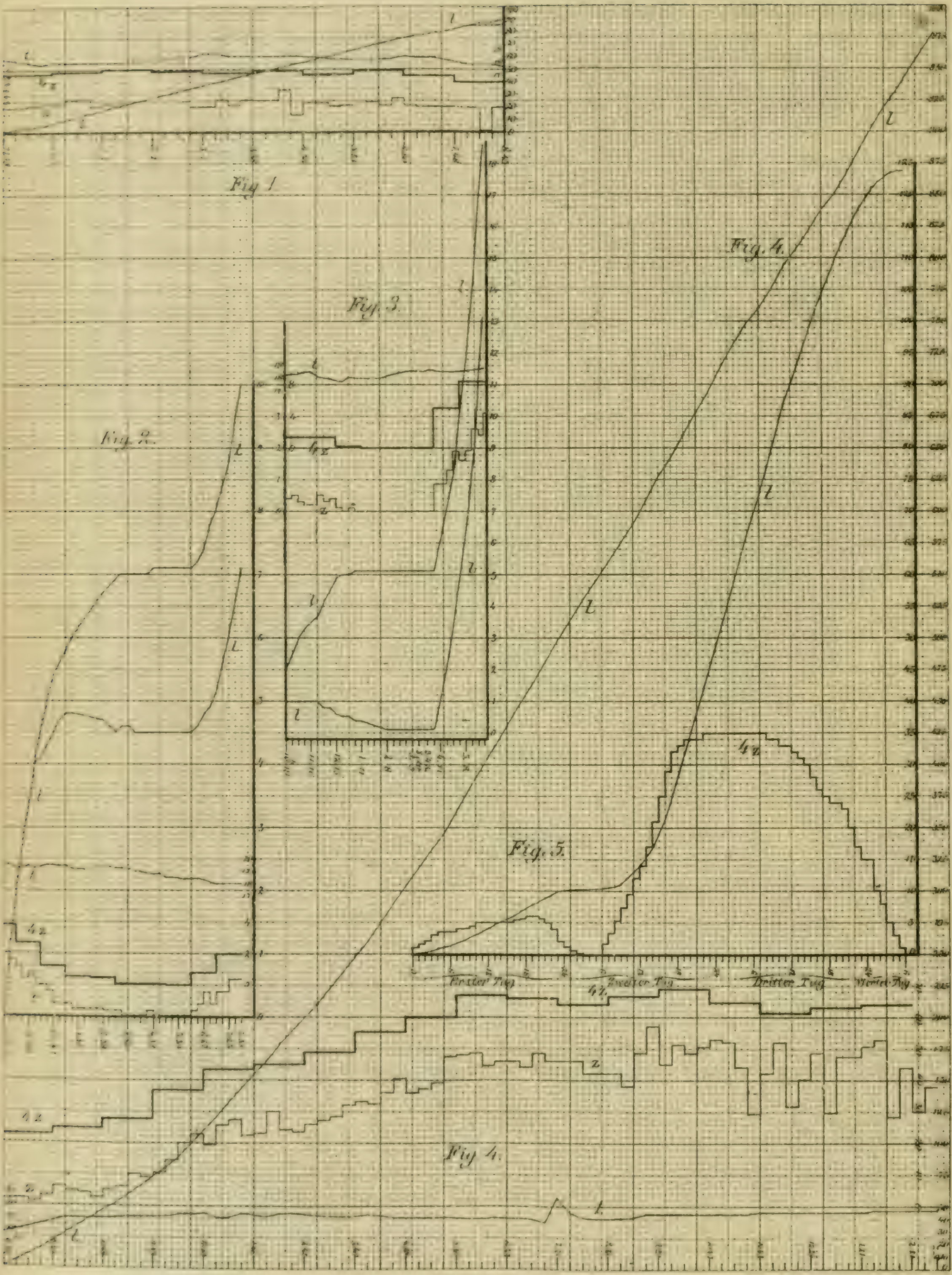


Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 4
l
z
Δz
Erster Tag
Zweiter Tag
Dritter Tag
Vierter Tag

ÉTUDES

SUR

LA TURGESCENCE CHEZ LE PHYCOMYCES

PAR

Émile LAURENT (¹)

Les Mucorinées, par leur structure très simple, conviennent bien à diverses recherches de physiologie. C'est ainsi que le *Phycomyces nitens* a été l'objet, depuis une quinzaine d'années, de nombreuses observations et a donné lieu à d'importants travaux.

M. J.-B. Carnoy, en 1870 (²), a analysé en détail la croissance du *Phycomyces;* il y avait distingué trois périodes : la première, pendant laquelle le filament s'accroît; la deuxième, qui sert essentiellement à la formation du sporange, et la troisième comprenant la durée du grand accroissement du filament avant la dissémination des spores.

M. Léo Errera (³) a mis en évidence une quatrième période comprise entre la deuxième et la troisième de M. Carnoy, et pendant laquelle il n'y a ni allongement du filament ni augmentation de volume du sporange. On verra plus loin l'importance de cette période pour l'étude de l'accroissement dans le *Phycomyces.*

Voici, en résumé, les caractères de chacun des quatre stades dont

---

(¹) Ce travail a paru dans les *Bulletins de l'Académie royale de Belgique,* 3ᵉ série, t. X, nº 7, 1885.

(²) *Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique,* t. IX, p. 157.

(³) *Botanische Zeitung,* 1884, p. 497.

on trouvera la description complète dans le travail original (p. 3) :

Premier stade : les filaments apparaissent sur le mycélium, se dressent au-dessus du substratum et atteignent une hauteur de 1 à plus de 20 millimètres, en restant toujours terminés en pointe;

Deuxième stade : la croissance du filament cesse et le sporange se forme au sommet ;

Troisième stade : le sporange est formé ; la croissance ne reprend pas encore, mais le protoplasme du sporange commence à se différencier pour former les spores ;

Quatrième stade : les spores achèvent de se différencier; le filament s'accroît avec une grande rapidité et peut porter le sporange à plus de 20 centimètres de hauteur.

Sur les conseils de M. Errera, nous avons cherché à déterminer la cause prochaine de ces phénomènes intéressants de croissance interrompue et reprise à nouveau. Il s'agit évidemment ici d'une cause interne, qui siège dans le filament lui-même, puisque ces quatre stades se présentent toujours avec les mêmes caractères essentiels, quelle que soit la diversité des conditions extérieures.

Deux points notamment demandent à être expliqués : 1° le changement du lieu de croissance au deuxième stade (à la formation du sporange) coïncide avec l'arrêt de croissance du filament ; 2° la suppression de toute croissance au deuxième stade.

L'interprétation du premier point peut être facilitée par la comparaison suivante. Supposons une grande cellule de verre fermée à une extrémité et chauffée suffisamment dans une partie de sa longueur; si l'on souffle par l'extrémité ouverte, la cellule se dilate dans la région où le verre est le plus mou. Au moment du premier stade, cette région serait située sur la longueur du tube, tandis qu'au deuxième, c'est tout au sommet que se transporterait l'endroit le moins résistant dans la paroi du verre.

Cette idée ingénieuse avait été exprimée, il y a déjà plusieurs années, par M. le professeur Sachs, dans une conversation avec M. Errera, qui nous l'a communiquée. Elle s'applique très bien au deuxième stade, mais elle ne saurait rendre compte du troisième. Il résulte de là que l'on doit encore faire intervenir d'autres facteurs importants ; nos observations permettent même, croyons-nous, de les préciser.

Trois hypothèses principales peuvent être émises pour expliquer les alternatives d'allongement et d'arrêt des filaments du *Phycomyces :*

1° Des variations dans la turgescence ;

2° Des variations dans le degré d'extension des membranes et dans la résistance à la filtration de la part du protoplasme ;

3° Des variations dans la nutrition.

Nous discuterons la valeur de chacune de ces causes probables, et nous tâcherons d'établir si l'une d'elles joue un rôle prépondérant dans l'allongement du filament sporangifère, ou s'il faut tenir compte de l'action combinée de plusieurs d'entre elles.

Variations dans la turgescence.

Il est facile de se représenter le rôle important que la turgescence peut avoir dans la question qui nous occupe. Au moment où le filament s'accroît le plus, on peut supposer que la pression interne est beaucoup plus forte. En complétant une image de M. Carnoy (1), on pourrait comparer un filament de *Phycomyces* à une cellule en verre encore un peu mou, dans laquelle on introduit une tige rigide élargie à son sommet. Si, à l'aide de cette tige, on exerce une pression à une extrémité de la cellule de verre, elle s'allongera d'autant plus que la pression est plus grande.

La turgescence suffirait à expliquer le premier, le deuxième et le quatrième stade ; mais s'il en est ainsi, que devient la turgescence au troisième stade, où nous n'observons ni allongement du filament ni accroissement du sporange ?

Pour résoudre cette question, il faut connaître l'intensité de la turgescence à chaque stade.

Les études de MM. H. de Vries et Pfeffer ont permis de calculer avec facilité la valeur de la turgescence. Lorsque la cellule vivante est placée dans une solution saline de concentration telle que son action osmotique soit un peu supérieure à celle du suc cellulaire, celui-ci perd de l'eau, et la membrane, si elle est élastiquement distendue, diminue de surface. Aussitôt que la membrane a atteint la limite de son raccourcissement, le protoplasme s'en sépare et l'état de plasmolyse se produit.

---

(1) *Loc. cit.*, p. 225.

Nous avons appliqué cette notion à l'évaluation de la turgescence du *Phycomyces*.

Ces recherches ont été faites en marquant un point à l'encre de Chine sur le filament sous le sporange. Le filament, détaché avec précaution, a été d'abord mesuré à l'aide du microscope dans sa partie comprise entre le sporange et le point noir; il a été aussitôt placé dans la solution saline. L'opération se faisait dans un verre de montre au fond duquel on versait un peu de solution saline. Un autre verre de montre servait de couvercle et était tapissé intérieurement par un petit carré de papier à filtrer, afin d'éviter l'évaporation de l'eau et la concentration croissante de la solution qui en aurait été la conséquence. Si la solution saline a une action osmotique plus petite que celle du suc cellulaire, le filament continue à s'accroître sous l'eau au premier et au quatrième stade; parfois au deuxième, il y a une légère augmentation de longueur. Au contraire, si la solution saline est plus osmotique que la cellule, une partie de l'eau du suc cellulaire s'échappe et la membrane se raccourcit par suite de la diminution de pression.

Dans ces essais, il faut avoir soin de toujours opérer sur des filaments bien sains, avec des solutions neutres ayant une action assez rapide pour éviter les erreurs produites par la mort du filament. Pour être bien certain du résultat, on attend que deux observations, à quelque temps d'intervalle, donnent des indications identiques.

Nous avons calculé la force de la turgescence d'après la solution minimum qui détermine un raccourcissement appréciable au microscope; toutefois cette valeur est un peu plus forte que la valeur réelle. Nous l'avons adoptée parce qu'il serait difficile d'estimer exactement pour le deuxième et le troisième stade la solution à pouvoir osmotique équivalent à celui de la cellule, c'est-à-dire celle qui n'augmente ni ne diminue son volume. La détermination de cette solution se fait par tâtonnement en soumettant le même filament ou des filaments de même stade et de même hauteur à des solutions de concentration variable.

Prenons, par exemple, un filament au premier stade présentant un espace de soixante et une divisions micrométriques comprises entre le sommet et un point inférieur fait à l'encre de Chine. Dans une solution de nitrate de potasse à 2.3 °/₀, l'espace de soixante et une divisions micrométriques atteint soixante-cinq divisions, revient à soixante-trois dans une solution de 2.4 °/₀ et raccourcit à soixante dans une solution de 2.5 °/₀.

Un filament au troisième stade conserve une longueur constante dans des solutions de 2.3 et de 2.4 °/₀ de nitrate de potasse, mais se raccourcit de cinquante-trois à cinquante-deux divisions micrométriques dans une solution de 2.5 °/₀. Dans les deux cas, nous considérons une solution de 2.5 °/₀ de nitrate de potasse comme équivalente à la turgescence du suc cellulaire.

De nombreux filaments ont été soumis à l'action osmotique du nitrate de potasse. Nous avons choisi cette solution à cause de son action assez rapide; d'ailleurs, nous avons eu soin de comparer les résultats obtenus avec ceux donnés par d'autres solutions salines, et particulièrement avec celles de chlorure de sodium.

La turgescence varie beaucoup d'un filament à un autre de la même culture et du même âge. Ainsi, tandis que de très petits filaments aux trois premiers stades ont une turgescence égale à 2 de nitrate de potassium, d'autres extrêmement vigoureux peuvent avoir une turgescence égale à 2.7 et même plus. Pour ne pas fausser les résultats par ces cas tout à fait accidentels, nous avons choisi des filaments dont la hauteur variait à la fin du premier stade entre 5 et 30 millimètres, et nous avons pris la moyenne des résultats obtenus. Le tableau I renferme les résultats constatés avec cent vingt-cinq filaments soumis à des solutions de nitrate de potassium.

L'examen de nos résultats a montré qu'il existe une relation assez constante entre la force de la turgescence et la taille des filaments. Tandis que les individus qui ont environ 20 millimètres de hauteur aux trois premiers stades se raccourcissent généralement dans une solution de 2.4, les plus petits le font déjà dans une solution de 2.1 et les plus forts ont souvent une turgescence représentée par 2.6. La même remarque s'applique au quatrième stade.

Tableau I.

	NOMBRE de filaments observés.	CHIFFRES extrêmes.	MOYENNE.
1er stade.	32	2.1 et 2.6	2.39
2e »	20	2.2 et 2.6	2.40
3e »	27	2.2 et 2.7	2.43
4e »	46	2.3 et 2.9	2.64

Dans le tableau II, nous avons groupé les résultats obtenus avec les solutions de chlorure de sodium ; le nombre des observations a été de cinquante-huit.

D'après les calculs de M. de Vries, une solution de 0.585 °/o de chlorure de sodium a la même action osmotique qu'une solution

Tableau II.

	NOMBRE de filaments observés.	CHIFFRES extrêmes.	MOYENNE.
1er stade.	16	1.2 et 1.5	1.40
2e »	9	1.2 et 1.5	1.41
3e »	11	1.2 et 1.55	1.42
4e »	22	1.3 et 1.65	1.55

de 1.1 °/₀ de nitrate de potasse (1). Nos chiffres, pour les deux sels en question, sont à fort peu près proportionnels au rapport de ces deux solutions isotoniques.

Nous avons aussi déterminé les solutions qui occasionnent le commencement de la plasmolyse; les valeurs varient également beaucoup pour des filaments de même stade. Aux trois premiers stades, ces solutions varient entre 2.6 et 3, et au quatrième stade entre 3 et 3.6 °/₀ de nitrate de potasse.

Comparons les nombres qui expriment la turgescence du *Phycomyces* à quelques résultats obtenus chez les plantes vasculaires. Pour les betteraves rouges, M. de Vries indique que la concentration du suc cellulaire est égale à celle d'une solution de nitrate de potasse de 6 à 7 °/₀ (2). Selon cet auteur, une solution du même sel à 2 °/₀ provoque un léger raccourcissement des membranes cellulaires des jeunes pédoncules floraux chez le *Cephalaria leucantha* (3). M. Westermaier a trouvé que, dans les cellules des feuilles de *Peperomia*, la concentration est comprise entre 1.43 et 1.54 °/₀ de nitrate de potasse (4).

La turgescence du *Phycomyces* atteint donc une valeur assez considérable. Nous pouvons la réduire en atmosphères. D'après M. de Vries (5), une solution de 1.01 °/₀ de nitrate de potasse a une force osmotique d'environ trois atmosphères. La pression du suc cellulaire est donc égale à environ sept atmosphères aux trois premiers stades et au quatrième à près de huit atmosphères.

Variations du degré d'extension de la membrane.

La membrane peut ne pas toujours avoir le même degré d'extension; s'il en est ainsi, une turgescence égale ne produirait pas toujours les mêmes effets. La position de la région de plus grande extensibilité devra aussi influer sur l'accroissement, en ce sens que le plus grand allongement se fera là où la membrane est le plus extensible.

---

(1) *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.* (Jahrb. für wiss. Botanik, t. XIV, p. 537.)

(2) *Archives néerlandaises*, t. VI, p. 123.

(3) *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung*, p. 37.

(4) Cité dans de Vries, *Eine Methode...*, p. 530.

(5) *Eine Methode...*, p. 533.

Évaluons le degré d'extension de la membrane à chaque stade comme nous avons fait pour la turgescence. Pour cela, il faut supprimer complètement la pression du suc cellulaire de manière que la membrane se raccourcisse autant qu'elle le peut. C'est ce qui se produit quand on plonge la cellule dans une solution saline assez concentrée; il y a d'abord raccourcissement de la membrane et ensuite plasmolyse.

Si l'on fait sur le filament des marques à l'encre de Chine, la différence entre la longueur primitive et la longueur après complète plasmolyse indique de combien la membrane était allongée passivement par la pression du suc cellulaire.

Des nombreuses expériences que nous avons faites sur le raccourcissement des filaments plasmolysés, nous donnerons, pour chaque stade, un ou deux exemples et le résultat moyen d'une vingtaine d'observations.

Filament au premier stade portant six marques à l'encre de Chine; le sommet étant *a*, appelons ces marques successivement *b*, *c*, *d*, *e*, *f* et *g*.

La longueur de la région de raccourcissement est de 274 divisions micrométriques = $2^{mm}32$; après plasmolyse, elle est de 256; le raccourcissement est de ${}^{18}/_{274}$ ou 66 ‰ (10 septembre 1884).

Tableau III.

Une division de l'échelle micrométrique = ${}^{1}/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*	*fg.*
Longueur avant plasmolyse . .	14	42	60	46	112	95
Longueur après plasmolyse . .	12	35	56	44	109	95
Raccourcissement.	${}^{2}/_{14}$	${}^{7}/_{42}$	${}^{4}/_{60}$	${}^{2}/_{46}$	${}^{3}/_{112}$	0
Raccourcissement ‰	140	167	66	43	27	0

La moyenne des résultats obtenus nous a donné pour la longueur de la région de raccourcissement $1^{mm}5$ (chiffres extrêmes observés : 1 à $2^{mm}75$) et comme raccourcissement moyen 60 ‰.

Tableaux IV et V.

Au deuxième stade, la longueur moyenne de la région de raccourcissement est de 156 divisions micrométriques = $1^{mm}35$ et le raccourcissement moyen est de 41 ‰.

Le tableau IV est un exemple de filament tout au commencement du deuxième stade et le tableau V se rapporte à la fin du deuxième stade (10 septembre 1884).

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*
Longueur avant plasmolyse . . .	20	97	58	67	54
Longueur après plasmolyse . . .	17	87	54	65	54
Raccourcissement ‰	150	103	69	30	0

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*
Longueur avant plasmolyse	30	46	60	72
Longueur après plasmolyse	28	44	59	72
Raccourcissement ‰	67	43	17	0

Tableaux VI et VII.

Au troisième stade, la longueur moyenne de la région de raccourcissement est de 133 divisions micrométriques = $1^{mm}15$; le raccourcissement moyen est de 38 ‰ (11 septembre 1884).

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*
Longueur avant plasmolyse	30	23	60	47
Longueur après plasmolyse	28	22	59	47
Raccourcissement °/₀₀	67	43	17	0

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*
Longueur avant plasmolyse . . .	18 ½	55	67	53	62
Longueur après plasmolyse . . .	17	52	65	52	62
Raccourcissement °/₀₀	81	54	30	19	0

Tableaux VIII et IX.

Au quatrième stade, la longueur moyenne de la région de raccourcissement est de 307 divisions micrométriques = $2^{mm}65$; le raccourcissement moyen est de 64 °/₀₀ (15 septembre 1884).

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*	*fg.*	*gh.*
Longueur avant plasmolyse	40	35	38	25	74	56	68
Longueur après plasmolyse	31	29	32	22	71	55	68
Raccourcissement °/₀₀ . .	225	171	158	120	40	18	0

Une division de l'échelle micrométrique $= {}^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*
Longueur avant plasmolyse . .	32	103	95	46	52
Longueur après plasmolyse . .	26	92	90	45	52
Raccourcissement °/₀₀	188	107	53	22	

Il ressort de la comparaison des tableaux III à IX que l'allongement passif des membranes diminue au deuxième et plus encore au troisième stade. Cet allongement dépend : 1° de la concentration du suc cellulaire; 2° de la quantité d'eau que la cellule a à sa portée (si, par exemple, un second tube sporangifère se produit sur le même filament du mycélium, cela diminuera la quantité d'eau disponible pour le premier); 3° de l'extensibilité de la membrane; 4° de la longueur de la zone extensible de la membrane; 5° de la résistance à la filtration du protoplasme; 6° de l'apparition dans le voisinage d'un point plus extensible de la membrane.

Les conditions 1, 2 et 5 combinées ne varient pas beaucoup, puisque la turgescence reste sensiblement constante. La cause 6 n'existe pas au troisième stade. On peut donc affirmer que, à ce stade, la membrane est moins extensible, puisque, pour une même pression interne, elle ne subit pas d'allongement.

Variations dans la nutrition.

Il est facile de comprendre que, pendant le deuxième stade, les matières plastiques sont utilisées à la formation du sporange et, pendant le troisième, à la production des spores. Celles-ci une fois différenciées, le filament peut utiliser pour son allongement toutes les matières nutritives disponibles. C'est un fait sur lequel M. Errera a déjà appelé l'attention (¹).

(¹) *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3ᵉ série, t. IV, p. 451.

L'une des substances qui jouent le plus grand rôle dans l'alimentation des Champignons est le glycogène (1); il y remplace assurément l'amidon des plantes supérieures. De même que dans la tige d'un pied de Maïs on peut suivre les variations dans la quantité d'amidon dont la plante dispose, nous pouvons comparer microchimiquement, à l'aide de l'iode, les quantités de glycogène dont un filament de *Phycomyces* dispose à chaque stade. Nous avons complété les indications données sur ce sujet par M. Errera (1) au moyen d'observations faites sur des filaments aussi égaux que possible.

Au premier stade et jusqu'au milieu du deuxième, le filament est rempli de glycogène sur une grande partie de sa longueur; cette réserve diminue à mesure que le sporange grossit et, pendant tout le temps du troisième stade, il n'y a que des traces de glycogène dans la région supérieure du filament; le sporange, au contraire, donne la réaction du glycogène avec intensité. Aussitôt que le quatrième stade commence, on voit le glycogène s'amasser sous le sporange sur une longueur de plusieurs millimètres.

Les réserves disponibles vont donc au sporange pendant le deuxième stade, et il n'y en a plus guère de disponibles pendant le troisième.

Conclusions.

La comparaison des tableaux 3 et 4 montre que la zone de la membrane la plus extensible, située au premier stade sous le sommet, se porte à la fin de ce stade au sommet même et y détermine l'apparition du sporange. Le deuxième stade s'explique donc par l'idée de M. Sachs combinée avec la moindre extensibilité (admise par analogie avec le stade suivant) et l'absence de réserves disponibles. Quant au troisième stade, il s'explique par les deux derniers facteurs seulement.

---

(1) L. Errera, *Thèse d'agrégation à l'Université de Bruxelles*, 1882; et *Glycogène chez les Basidiomycètes*. (Mém. de l'Acad. roy. de Belgique, t. XXXVII.)

A la fin du troisième stade, on observe également une modification dans le degré d'extension de la membrane sous le sporange. Le filament dont il est question dans le tableau X a été observé pendant cinquante minutes avec le microscope horizontal sans présenter d'accroissement ni du filament ni du sporange. Il était arrivé à la fin du troisième stade. Soumis à la plasmolyse, la région de raccourcissement a été de 173 divisions micrométriques = 1mm47 et le raccourcissement moyen était de 63 °/oo.

Tableau X.

Une division de l'échelle micrométrique = 1/118 mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*
Longueur avant plasmolyse . .	34	39	51	49	46
Longueur après plasmolyse . .	29	36	49	48	46
Raccourcissement °/oo	147	77	39	20	0

Outre cette réapparition d'une zone très extensible, l'allongement remarquable du quatrième stade est surtout favorisé par l'augmentation de la turgescence et par l'abondance de matières nutritives.

VARIATIONS DE POSITION DE LA ZONE DE GRAND ACCROISSEMENT.

Comme nous venons de le faire observer, la zone d'accroissement de la membrane apparaît subitement au sommet du filament au deuxième stade et disparaît au troisième. A l'approche du quatrième, elle réapparaît sous le sporange et se trouve à une petite distance de celui-ci pendant la dernière période. Il s'agit évidemment, dans ce cas, d'une modification locale qu'éprouve la cellulose de la membrane. Nous sommes porté à croire qu'il existe une matière spéciale, une espèce de ferment émis par le protoplasme, matière qui aurait la propriété de ramollir les membranes, et d'en faciliter l'extension sous l'action du suc cellulaire. Cette hypothèse n'est pas incompatible avec ce que nous savons sur l'accroissement irrégulier de certaines membranes cellulosiques (poils) et peut même être rapprochée de la perforation de membranes épaisses par divers parasites cryptogamiques.

Il ne serait donc pas impossible que dans le cas du *Phycomyces*, ce ferment hypothétique fût produit, par le protoplasme, sous la pointe au premier stade et, au deuxième, à l'extrémité même de la pointe. Lorsque le sporange a atteint son volume, il disparaîtrait jusqu'à la fin du troisième stade.

Émission des gouttelettes d'eau.

C'est au premier stade que la turgescence du filament est la moindre; à cette période, l'eau tend donc le moins à apporter vers le sommet une grande quantité de matières nutritives. Cependant la formation des réserves destinées au sporange exige un courant d'eau assez actif. Il faut probablement attribuer à cette circonstance l'expulsion des gouttelettes d'eau si nombreuses sur la plus grande partie du filament au premier stade. Ce serait là un moyen d'alimenter la consommation, analogue à l'émission de l'eau qui se fait pendant la nuit chez un grand nombre de plantes supérieures (Vigne, Graminées, etc.). Un fait que l'on peut assez souvent observer nous porte à croire que cette explication est admissible : les filaments arrivés au quatrième stade, mais qui sont minces pour leur hauteur, présentent parfois des gouttelettes d'eau. Par suite de leur moindre diamètre, ils transportent relativement moins d'eau pour la masse protoplasmique à alimenter.

Rapport entre la croissance et le raccourcissement provoqué par les solutions salines.

Les études de M. de Vries ont montré que, chez les plantes vasculaires, le raccourcissement des tissus sous l'action des solutions salines est d'autant plus grand que la croissance est plus rapide (1). Ces recherches n'avaient pas été répétées avec les plantes dépourvues de division cellulaire; il nous a paru intéressant de compléter nos études sur la turgescence du *Phycomyces* par quelques données sur les rapports entre la région de croissance et la région de raccourcissement.

Tableau XI.

Un filament au premier stade porte à partir du sommet des marques à l'encre de Chine; le sommet étant *a*, nous les désignons successivement par *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*. L'accroissement est mesuré au moyen d'un microscope horizontal (24 septembre 1884).

			ab.	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*
Une division micrométrique	= $^1/_{12}$ mm.	Longueur à 9^h20^m .	2	2 $^1/_2$	3	5 $^1/_2$	5
		Id. 10^h5^m .	5 $^1/_3$	4 $^1/_2$	4 $^1/_3$	5 $^1/_3$	5
	= $^1/_{118}$ mm.	Id. avant plasmolyse.	54	45	43	54	50
		Id. après plasmolyse.	45	41 $^1/_2$	41	53	50
Accroissement $^0/_{00}$			1677	800	444	0	0
Raccourcissement $^0/_{00}$			166	78	47	19	0

Tableau XII.

Filament tout au commencement du deuxième stade; il y a encore une légère croissance (17 septembre 1884).

---

(1) *Untersuchungen...*, p. 90.

			ab.	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*
Une division micrométrique	= $^1/_{12}$ mm.	Longueur à 8^h30^m .	5	3	8	7	4
		Id. à 8^h55^m .	6	3 $^1/_5$	8	7	4
	= $^1/_{118}$ mm.	Id. avant plasmolyse.	59	33	80	70	41
		Id. après plasmolyse.	48	29	75	68	41
Accroissement °/₀₀			200	111	0	0	0
Raccourcissement °/₀₀			186	121	62	28	0

Tableau XIII.

Filament au quatrième stade (17 septembre 1884).

			ab.	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*	*fg.*
Une division micrométrique	= $^1/_{12}$ mm.	Longueur à 9^h40^m .	$^2/_5$	1 $^1/_2$	2	3	2	7 $^1/_2$
		Id. 10^h5^m. .	1	3	3 $^1/_2$	4	2 $^1/_2$	7 $^1/_2$
	= $^1/_{118}$ mm	Id. avant plasmolyse.	9	31	35	38	25	74
		Id. après plasmolyse.	7 $^1/_2$	24	29	32	22	71
Accroissement °/₀₀			500	1000	750	333	250	0
Raccourcissement °/₀₀			167	226	171	158	120	40

Dans ces calculs, il importe de ne pas attendre plus de trente à quarante minutes avant de terminer l'observation de la croissance, sinon la proportion de la croissance devient très forte et une partie de la membrane, devenue plus âgée, cesse d'être très extensible.

Les rapports entre l'accroissement et le raccourcissement pour les diverses zones d'un même filament ne sont pas toujours exactement égaux; il faut tenir compte de diverses causes d'erreurs, principalement de l'échelle beaucoup plus grande adoptée pour mesurer la croissance. Néanmoins les résultats sont aussi satisfaisants que ceux obtenus pour les plantes vasculaires.

Deux petites remarques peuvent encore être déduites des tableaux XI et XIII. La zone de plus grande croissance ne se trouve pas pendant le premier et le quatrième stade au sommet du filament, mais à une petite distance plus bas. La même observation avait déjà été faite par M. Errera dans ses recherches sur la croissance du *Phycomyces* (¹). En outre, la région de raccourcissement est toujours un peu plus longue que la région d'accroissement; l'explication en est que la membrane conserve un certain degré d'extensibilité après la cessation de son allongement sous la pression du suc cellulaire.

Après avoir montré le rapport qui existe entre la croissance et le raccourcissement sous l'action des solutions salines dans les diverses zones d'un même filament, il était intéressant de connaître si ce rapport existe aussi entre les filaments différents.

Les expériences ont été faites sur des tubes sporangifères au quatrième stade pris dans les mêmes conditions de culture. Nous indiquons les résultats de trois d'entre elles dans les tableaux XIV, XV et XVI (22 septembre 1884).

La comparaison des tableaux XIII, XV et XVI, se rapportant à des filaments examinés au milieu de la grande période d'allongement, montre que le degré d'extension des membranes est d'autant plus grand que la croissance est plus rapide. Le tableau XIV paraît être une exception à cette règle, mais il ne faut pas oublier que, au moment de la reprise de la croissance, l'extensibilité de la membrane est subitement exagérée.

(¹) *Loc. cit.*, tableau XII.

Tableau XIV.

Filament au commencement du quatrième stade.

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*	*fg.*
Longueur à 11h30m	3 $^1/_2$	2 $^2/_3$	3 $^1/_3$	4	3 $^2/_3$	5 $^1/_2$
— à 11h55m	4	3	3 $^1/_2$	4	3 $^2/_3$	5 $^1/_2$
— avant plasmolyse	39	30	34	39	37	54
— après plasmolyse	32	25	30	36	35	51
Accroissement °/oo	143	125	50	0	0	0
Raccourcissement °/oo	180	167	118	77	54	18

Tableau XV.

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*ef.*	*fg.*
Longueur à 8h15m	2 $^1/_2$	4 $^1/_3$	4	8	7 $^1/_2$	6
— à 8h40m	3	5	4 $^1/_2$	8	7 $^1/_2$	6
— avant plasmolyse	28	49	43	82	75	59
— après plasmolyse	25	45	40	79	74	59
Accroissement °/oo	200	154	125	0	0	0
Raccourcissement °/oo	107	82	70	37	13	0

Tableau XVI.

Une division de l'échelle micrométrique = $^1/_{118}$ mm.	*ab.*	*bc.*	*cd.*	*de.*	*cf.*	*fg.*
Longueur à 10^{h}55^m.	2	3 $^1/_2$	4	4	6	7
— à 11^{h}20^m.	4	5	5	4 $^1/_2$	6	7
— avant plasmolyse . .	40	51	50	46	60	69
— après plasmolyse . .	30	43	45	42	58	68
Accroissement $^0/_{00}$	1000	428	200	125	0	0
Raccourcissement $^0/_{00}$	250	157	100	87	33	14

RÉGION EXTENSIBLE BASILAIRE.

Toute la partie des filaments sporangifères située sous la région de raccourcissement ne change pas sensiblement de longueur sous l'action des solutions salines. Il faut cependant faire une exception pour un petit renflement qui sépare l'appareil reproducteur du mycélium. C'est là que se produisent un certain nombre de filaments, les uns sporangifères, les autres radiculaires. M. Carnoy a déjà signalé ce renflement dans son travail sur le *Phycomyces* (¹).

Le protoplasme de cette région se laisse facilement plasmolyser et la membrane peut subir un raccourcissement très appréciable, ce qui dénote de l'extensibilité. Cette dernière condition est favorable à la formation de nouveaux tubes sporangifères lorsque les premiers cessent de consommer toutes les matières absorbées dans le substratum.

Le renflement basilaire a une longueur d'environ $^1/_6$ de milli-

---

(¹) *Loc. cit.*, p. 200.

mètre, et le degré d'extension de la membrane permet un raccourcissement moyen de 40 à 50 % sous l'action des solutions plasmolytiques.

Nous nous proposons de continuer l'étude de la turgescence dans les plantes unicellulaires.

M. le professeur Léo Errera, qui nous a donné l'idée du présent travail, nous a guidé dans nos recherches. Nous lui adressons nos remerciements.

Bruxelles, laboratoire d'anatomie et de physiologie végétales
de l'Université.

SUR
LA CROISSANCE ET LES COURBURES
DU
PHYCOMYCES NITENS

PAR

G. BULLOT (¹)

I

Distribution du protoplasme au niveau des courbures héliotropiques et géotropiques du filament sporangifère.

Quand la courbure héliotropique ou géotropique du filament sporangifère débute, il n'y a ni accumulation protoplasmique au côté concave, ni raréfaction protoplasmique au côté convexe; celles-ci commencent à se montrer dès que la courbure s'accentue et augmentent alors rapidement.

Lorsque Kohl (²), en 1885, eut montré qu'il se produit une accumulation de protoplasme au côté concave et une raréfaction au côté convexe des courbures géotropiques et héliotropiques du filament sporangifère du *Phycomyces nitens* et qu'il eut cru y

---

(¹) Cette note a paru dans les *Annales de la Société belge de microscopie* (Mémoires), t. XXI, 1897.

(²) KOHL, *Plasmavertheilung und Krümmungserscheinungen.* (FORSCHUNGEN AUS DEM BOT. GARTEN ZU MARBURG, 1885.)

trouver la cause immédiate de ces courbures, Elfving (¹) fit voir que le même phénomène s'accomplit si on oblige mécaniquement le filament à se courber, et en conclut qu'on ne peut considérer comme cause dans un cas, ce qui est un effet dans l'autre.

Les auteurs comme Wortmann (²), dont l'observation d'Elfving contrariait les opinions sur les courbures des végétaux supérieurs, n'en tinrent pas suffisamment compte; ceux aux idées desquels elle était favorable l'admirent sans restriction. En effet, Kohl (³), convaincu par Elfving, explique les courbures des végétaux supérieurs sans avoir recours aux déplacements protoplasmiques, qui pour lui surviennent après les courbures. Il n'est cependant pas impossible que plusieurs facteurs produisent cette modification dans la répartition du protoplasme : d'une part, elle pourrait être due à l'influence d'un excitant extérieur; d'autre part, aux conditions mécaniques fournies par la courbure elle-même. C'est pourquoi il y a lieu de rechercher sur des filaments soumis à une action géotropique ou héliotropique si réellement l'accumulation et la raréfaction protoplasmiques ne se manifestent pas avant la courbure ou tout au début de celle-ci.

Afin d'examiner sous le microscope la zone de courbure dans toute son intégrité, on procède de la façon suivante :

Des tranches de pain épaisses de 1 centimètre et stérilisées à la flamme du gaz sont arrosées de jus de pruneau et ensemencées. Chacune d'elles est placée sur une plaque de verre dans une assiette recouverte d'une cloche de verre: le fond de l'assiette est humecté d'eau pour que l'atmosphère intérieure de la cloche soit constamment humide. Enfin un support stérilisé, un vase de Petri par exemple, est interposé entre le fond de l'assiette et la plaque pour que l'eau ne mouille pas celle-ci. Les cultures ainsi préparées

---

(¹) Elfving, *Zur Kenntniss der Krümmungserscheinungen der Pflanzen.* (Ofversigt af finska vetenskaps Societetens. Forhandlingar, 1887-1888.)

(²) Wortmann, *Zur Kenntniss der Reizbewegungen.* (Botanische Zeitung, 1887.)

(³) Kohl, *Die Mechanik der Reizkrümmungen.* Marburg, 1894.

sont mises à l'obscurité à une température moyenne de 20°. Lorsque le mycélium s'est étendu sur toute la surface du pain et que les filaments sporangifères ont atteint plusieurs centimètres de hauteur, ces derniers sont arrachés en masse à l'aide d'une pince flambée et la tranche de pain est partagée en cubes de 1 centimètre de côté environ. Trente-six heures après, les cubes se sont recouverts de nouveaux filaments sporangifères déjà arrivés à la quatrième période (¹), c'est-à-dire à leur phase de croissance la plus active. On choisit sur chacun d'eux un filament bien vigoureux qui soit placé près d'un des bords et on écarte tous les autres en les rabattant contre les différentes faces, opération aisée, car les filaments de la seconde poussée sont beaucoup moins nombreux que ceux de la première. Les morceaux de pain sont alors placés sous une cloche en verre recouverte de papier noir et présentant une fenêtre linéaire à grand diamètre vertical, de telle manière que le bord près duquel se trouve le filament soit dirigé vers la fente qui donne accès à la lumière d'un bec de gaz situé à 50 centimètres de la fenêtre de la cloche. Il en résulte que le plan de la courbure héliotropique ultérieure est sensiblement parallèle à la face latérale près de laquelle le filament est implanté. Après une demi-heure d'exposition, on soulève de temps en temps la cloche, et chaque fois que le filament d'un des cubes commence à se courber, on transporte ce cube sous le microscope. Dans les intervalles où aucune nouvelle courbure ne se présente, on examine des filaments encore droits. Les observations portent donc sur des tubes sporangifères non encore courbés ou tout au début de leur courbure. Le porte-objet dont on se sert se compose (fig. 1) :

1° D'une grande lame de verre A ;

2° D'une lame plus petite B (porte-objet ordinaire), collée sur la grande lame ;

3° De deux petits carrés de verre C d'une épaisseur supérieure à l'épaisseur du filament et fixés sur les deux extrémités de ce porte-

---

(¹) ERRERA, *Die grosse Wachsthumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces.* (BOTANISCHE ZEITUNG, 1884.)

objet. On peut ainsi, en couchant celle des deux faces du cube parallèles au plan de la courbure qui est située près du filament, faire en sorte que le filament repose suivant son plan de courbure sur la lame B sans qu'il ait subi de torsion d'aucune sorte. Les deux petits carrés de verre sont destinés à supporter le couvre-objet et à l'empêcher de comprimer le filament; on a du reste soin de débarrasser celui-ci de son sporange par attouchement au moment de l'examiner. On s'est assuré que cette opération ne modifie en rien la distribution du protoplasme. Enfin, en examinant non pas dans l'eau, qui est trop mobile et provoque des déplacements du filament, mais dans une solution de gélatine à 5 °/₀, maintenue liquide à une température de 20° à 25° et en plaçant convenablement le couvre-objet, on arrive à observer le filament sans qu'il ait pour ainsi dire bougé. Sur dix filaments encore droits, pas un ne montre de modification protoplasmique appréciable à un grossissement de 400 diamètres au niveau de la zone de courbure. Sur douze filaments présentant un début de courbure, huit donnent le même résultat (pl. II, fig. 1); quatre présentent une très légère accumulation au côté concave, une très légère raréfaction au côté convexe, mais ils ont une courbure plus accentuée que les autres (pl. II, fig. 2).

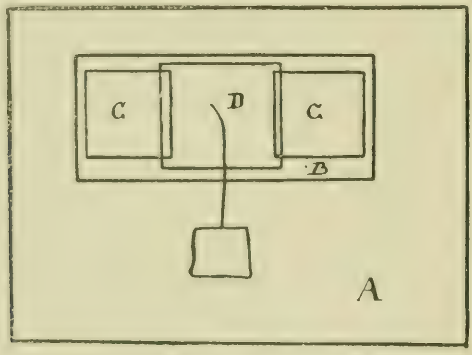


Fig. 1.

Les huit premiers ont respectivement pour durée d'exposition :

$^3/_4$ h., $^3/_4$ h., 1 h., 1 h., 1 $^1/_6$ h., 1 $^1/_4$ h., 1 $^1/_2$ h., 1 $^1/_2$ h. Les quatre derniers : $^1/_2$ h., 1 h., 1 $^1/_2$ h., 2 h.

Des filaments examinés une demi-heure après le commencement de la courbure montrent le plus souvent une accumulation et une raréfaction très prononcées.

D'un autre côté, une série des filaments soumis à l'action géotropique et examinés dans des conditions identiques fournissent des résultats analogues.

Donc si l'accumulation n'existe pas au début de la courbure au côté concave, elle se produit pourtant rapidement dès que celle-ci augmente. Une raréfaction du protoplasme du côté convexe l'accompagne constamment, débute en même temps qu'elle et s'accentue simultanément.

II.

Effets de l'ablation du sporange pendant la quatrième période de croissance.

Lorsqu'on enlève par attouchement le sporange adulte d'un filament durant la quatrième période de croissance, en général la croissance de ce filament se ralentit aussitôt ou se ralentit bientôt pour cesser complètement au bout de 1 à 3 heures. Quelques heures plus tard se forme un rameau dans l'ancienne zone de croissance. Souvent d'autres rameaux se développent dans la même zone. C'est seulement après, qu'une cloison transversale prend naissance dans le filament au-dessus du point d'insertion du rameau : elle peut manquer. Exceptionnellement la croissance continue ; il ne se produit alors ni rameau ni cloison.

Errera (1) cite le cas de rameaux latéraux survenant dans la zone de croissance des filaments fructifères à la suite de l'ablation du sporange. Il ajoute que l'apparition de ces rameaux est accompagnée d'un arrêt de croissance du filament et de la formation d'une cloison située au-dessus du point d'attache du rameau.

---

(1) ERRERA, *loc. cit.*

Quel est l'ordre dans lequel se succèdent ces phénomènes? La production du rameau est-elle antérieure ou postérieure à l'arrêt de croissance, et la cloison elle-même se forme-t-elle avant ou après le rameau?

Des filaments à la quatrième période sont isolés sur de petits cubes de pain suivant la méthode décrite plus haut. Ils sont maintenus à l'obscurité sous une cloche à atmosphère humide. Avant d'enlever leur sporange, on s'assure de leur croissance. A cet effet, on les touche à quelque distance en dessous du sporange à l'aide d'une aiguille chargée d'encre de Chine. Quelques particules adhèrent au filament et l'on choisit l'une d'elles comme point de repère. On mesure au microscope horizontal (Zeiss : objectif a_3, oculaire 3) la distance qui la sépare de la partie inférieure du sporange. Cette distance est mesurée une demi-heure plus tard, ce qui fournit la valeur de la croissance de la portion envisagée pendant une demi-heure. Les mensurations sont faites à la lumière du gaz. Elles ne demandent en moyenne qu'une minute. Dans l'intervalle des mensurations, les filaments sont gardés à l'obscurité. Les filaments dont la croissance est bien constatée sont, immédiatement après la deuxième mensuration, débarrassés de leur sporange. Cela s'exécute très facilement, pourvu que les filaments aient atteint leur quatrième période de croissance depuis plusieurs heures; la membrane du sporange est alors très friable et, si on frôle légèrement le sporange à l'aide d'une aiguille, elle adhère à l'aiguille qui l'entraîne. La columelle intacte reste attachée au filament. Au début de la quatrième période, le sporange est encore trop résistant et toutes les tentatives sont inutiles. L'opération achevée, les filaments sont régulièrement mesurés de demi-heure en demi-heure, jusqu'à ce que l'arrêt de croissance soit définitif.

Le tableau ci-contre donne les résultats de ces mensurations pratiquées sur douze filaments et indiquées en divisions du micromètre oculaire. Il fait voir qu'en général, le ralentissement de la croissance arrive rapidement après l'ablation du sporange; à l'exception d'un cas (nº 12), le temps le plus long pendant lequel elle a

	DÉBUT.	1/2 h. après. Enlèvement du sporange.	1/2 h. après. Enlèvement du sporange.	1 h. après Enlèvement du sporange.	1 1/2 h après. Enlèvement du sporange.	2 h. après. Enlèvement du sporange.	2 1/2 h. après. Enlèvement du sporange.		24 heures après.
1	19	24	24	24	24	24	24	Arrêt net de croissance après ablation du sporange. — La zone de croissance s'est aplatie.	24. Pas de rameau.
2	29	30	31	31	31	31	31	Arrêt au bout d'une demi-heure. — Croissance faible avant.	30. Un rameau.
3	23.5	29.5	38	44	47	48	49	Arrêt au bout de trois heures. — Croissance plus grande après, puis diminue.	50. Un rameau.
4	30	41	52	57	59	59	59	Arrêt au bout d'une heure et demie. — Croissance égale première demi-heure, puis allant en diminuant rapidement.	59. Deux rameaux.
5	23	30	30	30	30	30	30	Arrêt net de croissance.	31. Un rameau.
6	27	33	40	43	44	44	44	Arrêt au bout de deux heures. — Croissance égale première demi-heure, puis allant en diminuant rapidement.	44. Deux rameaux.
7	30	33.5	37	36	36	36	36	Arrêt au bout d'une heure. — Croissance égale première demi-heure, puis arrêt.	36. Un rameau.
8	18	20	23	23	22	24	22	Arrêt au bout d'une demi-heure. — Croissance égale première demi-heure, puis arrêt et zone de croissance recroquevillée.	Pas de rameau.
9	38	42	41	41	41	41	41	Arrêt net de croissance.	42. Un rameau.
10	23	29.5	31	31	34	35.5	36.5	Arrêt au bout d'une heure et demie. — Croissance moindre première demi-heure, puis allant en diminuant.	36. Deux rameaux.
11	14.5	30	35	40	41	41	41	Arrêt au bout de deux heures. — Croissance moindre première demi-heure, puis arrêt et reprise.	42. Un rameau.
12	19.5	28	34	37	—	—	—	La croissance ne s'est jamais arrêtée, ce qu'indique le chiffre du lendemain.	1[illegible]0. Pas de rameau.

persisté, tout en s'affaiblissant graduellement, est de trois heures. Parfois même l'arrêt est immédiat. Lorsqu'il s'est produit, la portion sous-sporangiale du filament qui constituait la zone de croissance a acquis la rigidité des parties qui ne croissent plus dans le filament normal : en effet, en touchant à l'aide d'une aiguille chauffée au feu la partie inférieure du filament, de manière à faire tomber brusquement la turgescence (¹), la portion sous-sporangiale ne s'incline plus, phénomène qui s'accomplit toujours dans les filaments en voie de croissance. Dans ces conditions, le filament ne se courbe plus sous l'influence de la lumière ou de la pesanteur, mais la courbure se produit régulièrement si on le soumet à la lumière ou à la pesanteur tout de suite après l'ablation du sporange.

La croissance étant arrêtée, on ne constate pas encore la moindre trace de rameau. Dans un cas, il s'est montré quatre heures après l'enlèvement du sporange : ce temps paraît être un minimum. Chaque fois qu'un rameau s'est développé, cela s'est fait dans les douze premières heures. On voit ici que sur douze filaments, neuf ont donné des rameaux et trois parmi ceux-ci en ont même donné deux. Des trois filaments restés sans rameaux, l'un a continué sa croissance, les deux autres ont subi un ratatinement ou dessèchement de la zone sous-sporangiale quelques heures après l'enlèvement du sporange.

Il faut ajouter ici que dans d'autres cas où les mensurations ne furent pas pratiquées, mais où il fut facile de constater l'arrêt de croissance, aucun rameau ne se produisit, bien que la zone de croissance demeurât intacte. L'examen microscopique, pratiqué deux jours après l'enlèvement du sporange, montra que le protoplasme avait son aspect normal, mais les mouvements des granulations étaient très lents.

Le rameau naît souvent dans les parties supérieures de l'ancienne zone de croissance, presque immédiatement au-dessous de l'ampoule sous-sporangiale lorsqu'elle existe, bref dans la région où la croissance était la plus active et la membrane la moins résistante.

(¹) L. Errera, *loc. cit.*

Quand deux rameaux se forment, ils peuvent prendre naissance au même niveau ou à des niveaux différents.

La cloison ne se produit qu'après le rameau. Elle existe presque toujours déjà sur des filaments ayant été privés de leur sporange vingt-quatre heures avant et sur lesquels s'est développé un rameau. Il est des cas pourtant où, malgré la présence d'un rameau, la cloison n'apparaît pas. Elle est courbe et sa convexité est tournée vers la columelle. Elle est située au-dessus du point d'insertion du rameau. Parfois plusieurs cloisons se forment à une petite distance les unes des autres ; l'espace compris entre elles est dépourvu de protoplasme. Quand deux rameaux prennent naissance, il n'est pas rare de voir une cloison se produire entre le premier et le deuxième. Les substances nutritives cessent alors d'arriver dans le rameau supérieur, qui ne tarde pas à mourir ; l'autre, au contraire, continue son développement.

Les bandes protoplasmiques situées du côté du point d'insertion du rameau, en passant du filament dans le rameau, sont déviées en partie, de manière à former une légère accumulation au niveau de la concavité inférieure de la base du rameau. Les bandes situées du côté opposé continuent leur trajet jusque sur la cloison. Le protoplasme situé au-dessus de la cloison, périt, faute de nourriture, et la membrane de la columelle se modifie au point qu'assez souvent un léger frottement suffit pour la détacher. Dans ce cas, la membrane de la columelle acquiert la friabilité que la membrane du sporange acquiert elle-même, quand la columelle s'est formée depuis un certain temps.

Des filaments à rameau âgé de plusieurs jours montrent une coloration de la membrane tout à fait différente de part et d'autre de la cloison ; tandis que la partie située en dessous est gris verdâtre comme le filament normal adulte, la partie située au-dessus reste incolore. La limite est rigoureusement établie par la cloison. Il s'agit là d'une modification visiblement due au protoplasme vivant.

Les rameaux sont géotropiques et héliotropiques comme les filaments ; quand ils naissent à deux ou trois sur un filament, ils se mettent tous dans la direction de la verticale. Ils donnent bientôt naissance à un sporange dont l'ablation provoque l'apparition d'un rameau secondaire sur leur zone de croissance. Ce rameau secondaire est lui-même susceptible de donner par le même moyen un rameau tertiaire également pourvu d'un sporange. En ce qui concerne la cause de l'arrêt de croissance consécutif à l'ablation du sporange, on peut se demander s'il est dû à une diminution de turgescence occasionnée par la mise à nu de la columelle par où filtrerait une trop grande quantité d'eau, ou bien à une excitation du protoplasme telle qu'elle diminuerait d'abord l'extensibilité de la membrane et puis la supprimerait. La première hypothèse est suggérée par le fait que souvent au bout de peu d'heures, la columelle baigne dans une gouttelette d'eau expulsée, alors que dans les circonstances ordinaires ce phénomène se présente exceptionnellement. La deuxième hypothèse, par cet autre fait qu'il suffit de frotter pendant un instant la zone de croissance pour obtenir une courbure haptotropique à concavité correspondant au côté touché. Ceci montre que le protoplasme de la zone de croissance est très facilement influencé par les agents mécaniques. Cependant des frictions plus énergiques, exercées à plusieurs reprises des différents côtés de la zone de croissance dans l'espace de plus d'une demi-heure, n'arrêtent pas la croissance à condition de respecter le sporange. La croissance continue toujours et il ne se produit que des courbures variées. Au sujet de la formation des rameaux, des expériences ont été faites pour constater si des agents externes, tels que la lumière unilatérale et la pesanteur, limiteraient leur production à tel ou tel côté de la zone de croissance. Les résultats ont été constamment négatifs : les rameaux sont nés de tous les côtés.

III.

Sur l'action réciproque de deux myceliums qui se rencontrent.

Lorsque deux myceliums, pris à une époque quelconque de leur développement, arrivent en contact, leur croissance s'arrête ou ne tarde pas à s'arrêter. Cet arrêt de croissance est constamment accompagné d'un amincissement graduel de l'extrémité des filaments.

Reinhardt(¹) a étudié l'action de mycéliums de différentes espèces de *Peziza*, de *Penicillium glaucum*, d'*Aspergillus niger* et de différentes Mucorinées l'un sur l'autre. Lorsque deux d'entre eux se rencontrent, l'un des deux cesse de croître et les extrémités de ses branches sont le siège d'altérations morphologiques diverses, telles que renflement, formation anormale de branches, amincissement. Ces actions d'arrêt s'exercent déjà entre deux espèces distinctes de *Peziza*, tandis qu'elles ne se produisent pas entre deux mycéliums d'une même espèce de *Peziza*, car ils poussent l'un à travers l'autre sans être influencés. Tel n'est point le cas pour le *Phycomyces nitens*.

Des cultures sont faites sur des plaques de verre recouvertes d'une couche mince de gélatine à 15 °/₀ renfermant 15 °/₀ de jus de pruneau ou un mélange de glycose, de peptone et de plusieurs sels minéraux. On se sert pour ensemencer, et afin que les spores soient suffisamment distantes, d'eau stérilisée tenant en suspension quelques spores (un sporange pour 100 centimètres cubes d'eau).

On arrose largement avec ce liquide et on en fait aussitôt écouler l'excès en inclinant la plaque. Deux jours après, à une température de 20° à 24°, on voit çà et là de jeunes mycéliums, chacun provenant d'une seule spore, dont les branches sont appliquées contre la surface de la gélatine ou pénètrent dans son épaisseur, mais dont aucune encore ne forme de mycélium aérien.

Certains de ces mycéliums se sont déjà rencontrés depuis quelque temps, et l'on voit une différence marquée entre le développement des branches qui ont atteint la ligne de rencontre et ne la dépassent pas et celui des branches des portions libres de la périphérie dont la croissance continue. Vues au microscope, les extrémités des branches qui croissent en dehors de la ligne de rencontre sont d'un calibre sensiblement supérieur à celles des autres qui sont amincies et effilées et *ne pénètrent pas* entre les branches du côté opposé. Il s'agit bien d'un arrêt définitif de crois-

---

(¹) Reinhardt, *Das Wachsthum der Pilzhyphen.* (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1892.)

sance et non d'un ralentissement, car, si on les examine les jours suivants, on les retrouve dans le même état et à la même place.

Lorsque des mycéliums plus âgés, se rencontrent le même phénomène se produit et l'on voit à l'œil nu une ligne de séparation claire et rigoureusement droite qui augmente de longueur à mesure que les mycéliums continuent à se développer. Il y a cependant quelques filaments dans cette région, car ici l'arrêt ne se fait pas aussi rapidement que pour les jeunes mycéliums. Le microscope la montre traversée par des filaments déjà amincis; chacun de ces filaments pénètre dans le mycélium voisin en continuant à s'amincir, et s'arrête bientôt, après avoir acquis une grande ténuité. Pendant ce trajet, il émet encore des branches à développement restreint faisant avec lui un angle aigu, ouvert en dehors suivant la règle.

IV.

Sur quelques phénomènes relatifs aux filaments sporangifères.

1. *Les filaments sporangifères soumis dès le début à une lumière continue ont une croissance plus rapide que ceux qui poussent à l'obscurité.*

Vines (¹), en soumettant des filaments fructifères à des alternatives d'obscurité et de lumière d'une demi-heure de durée, a constaté que la croissance se ralentit considérablement toutes les fois que le filament est à la lumière et s'accélère quand il est replacé à l'obscurité.

Cette action retardatrice ne se vérifie plus si on expose le filament à la lumière d'une façon permanente dès le début de son développement, et si on le compare à un autre filament placé à l'obscurité et s'étant développé en même temps que lui. Dans ces

---

(¹) Vines, *Influence of light upon the growth of unicellular organs.* (Sachs, Arbeiten Würzburg, t. II, 1882.)

conditions, en effet, la croissance du filament soumis à la lumière l'emporte sur la croissance du filament placé à l'obscurité.

Pour le démontrer, on opère de la façon suivante : On dispose dans une chambre noire à proximité d'un bec Auer deux cultures qui viennent d'être ensemencées sur gélatine nutritive. Elles sont placées sous des cloches de verre (dont l'une est recouverte d'un drap noir), à des distances du bec telles que la température ne dépasse pas 25° sous les cloches. De plus, comme la lumière en traversant le verre se transforme en partie en chaleur, il faut pour que la température de la cloche obscure ne soit pas inférieure à celle de la cloche éclairée, que cette dernière soit plus éloignée du bec ; on détermine cet éloignement par tâtonnements. Des thermomètres sont placés sous les deux cloches : au moment où l'on commence l'expérience, la cloche obscure indique 21°8, la cloche éclairée 21°3, donc 0°5 en plus dans la cloche obscure, ce qui ne peut que contribuer à accélérer la croissance des filaments fructifères de cette cloche et n'offre, par conséquent, aucun inconvénient dans le cas actuel. Les jours suivants, la température oscille entre 21° et 24°, mais toujours en restant supérieure d'à peu près 0°5 sous la cloche obscure. Enfin, la culture éclairée n'est pas placée à la hauteur du bec, mais le plus possible en dessous, de manière que les courbures héliotropiques se fassent peu sentir. Le développement du mycélium se fait avec la même rapidité dans les deux cultures ; du reste, de nombreuses constatations confirment ce fait déjà énoncé par Reinhardt : la lumière n'a pas d'action sur la vitesse de croissance du mycélium. Les filaments sporangifères apparaissent en même temps dans les deux cultures : en même temps se forment les sporanges. Ce n'est qu'au cours de la quatrième période qu'on constate des différences : ainsi, lorsque les filaments sporangifères de la culture obscure ont 4 centimètres de longueur, ils en ont 4 $^{1}/_{2}$ à 5 dans l'autre. Le lendemain, la différence peut être de 2 à 3 centimètres.

Cette expérience recommencée plusieurs fois a donné des résultats constants. Il en est de même si on utilise la lumière solaire diffuse ; mais ici on peut invoquer qu'ils sont dus à ce que la température est plus élevée sous la cloche éclairée (1° à 1°5). On n'a pas constaté de développements de Bactéries ou de moisissures étrangères sur la gélatine; leur influence ne saurait donc être invoquée pour expliquer les faits observés.

2. *Les filaments sporangifères au cours de la première période présentent tout à coup un géotropisme qui l'emporte complètement sur l'héliotropisme, de telle sorte qu'ils prennent la direction de la verticale alors que d'habitude leur angle limite héliotropique est de 0°* (¹). *Cet angle redevient nul pendant les premières heures de la quatrième période.*

Ce phénomène se constate bien sur des filaments qui, croissant dans une atmosphère *très humide*, atteignent 2 ou 3 centimètres de hauteur avant de donner leur sporange. A cet effet, des cultures sur gélatine placées verticalement sont mises sous des cloches à atmosphère très humide à des distances d'un bec Auer variant de 40 centimètres à 2 mètres. Les filaments sporangifères poussent d'abord perpendiculairement au substratum et exactement dans la direction de la lumière. Leur hydrotropisme négatif doit d'ailleurs agir ici dans le même sens que l'action lumineuse. Lorsqu'ils ont atteint 1 centimètre de hauteur environ, on les voit se redresser en exécutant une courbure à petit rayon qui les met dans une position exactement verticale. Après avoir poussé encore pendant quelque temps dans cette direction, ils donnent leur sporange, puis reprennent leur croissance, et ce n'est que plusieurs heures plus tard qu'ils le dirigent vers la lumière, l'héliotropisme l'emportant de nouveau et définitivement sur le géotropisme.

3. *Très fréquemment, les filaments sporangifères émis par un mycélium croissant sur gélatine, forment des cercles concentriques, sortes de ronds de sorcière séparés par des zones à peu près complètement dépourvues de filaments sporangifères.*

(¹) Czapek, *Ueber Zusammenwirkung von Geotropismus und Heliotropismus.* (Sitzungsberichte der kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Classe, Bd CIV, 1895.)

Toutes les recherches faites pour constater des différences dans la structure du mycélium de ces zones fertiles et stériles sont demeurées sans résultat.

Les ampoules mycéliennes sont aussi nombreuses dans les unes que dans les autres. Ces cercles ne correspondent pas à des alternatives de croissance diurne et nocturne. Le même phénomène se présente souvent chez beaucoup d'autres moisissures.

4. *Dans beaucoup de cultures, il se produit au début de la quatrième période une petite dilatation sous-sporangiale qui ne s'allonge pas et est souvent colorée en bleu foncé, alors que la zone de croissance située sous elle est incolore.*

Certaines cultures présentent cette ampoule sur presque tous leurs filaments. D'autres en sont totalement dépourvues. Il faut la distinguer de l'ampoule sous-sporangiale signalée par Dewèvre (1), qui, elle, se développe dans toute l'étendue de la zone de croissance et dont le développement est toujours accompagné d'un arrêt de croissance du filament.

La figure 3 donne une idée de l'ampoule dont il est question ici. Elle est presque invisible à l'œil nu. Primitivement incolore, elle ne se colore en bleu foncé que plus tard; parfois même elle ne se colore pas. Sa membrane est rigide. On le démontre en plongeant le filament dans l'alcool : la zone de croissance et les parties situées plus bas se ratatinent, l'ampoule ne se modifie pas. D'autres faits semblaient du reste l'indiquer : 1° elle conserve sa forme et ses dimensions pendant toute la durée de la croissance du filament; 2° quand, dans certaines conditions, la zone de croissance se renfle aussi en ampoule, il se forme une ligne de démarcation nette entre elles, sous forme d'étranglement (fig. 5); 3° les rameaux latéraux qui se développent à la suite de l'ablation du sporange, ne naissent jamais sur cette ampoule.

---

(1) Dewèvre, *Recherches expérimentales sur le Phycomyces.* (Comptes rendus de la Soc. roy. de botanique de Belgique, 1891.)

Souvent le protoplasme de cette région, au lieu de tapisser la membrane sous forme d'une couche épaisse et granuleuse, comme c'est toujours le cas pour la zone de croissance, est constitué par des bandes droites qui pénètrent dans la columelle suivant différentes directions (fig. 3.)

5. *Dans beaucoup de cas d'arrêt de croissance des filaments sporangifères, les bandes protoplasmiques, au lieu de courir parallèlement à l'axe du filament, comme dans les filaments normaux, se disposent en hélice à tours plus ou moins rapprochés.*

C'est la règle dans les cas où l'arrêt de croissance coïncide avec le développement de la dilatation ampullaire de la zone de croissance (fig. 5). On constate, en effet, que les bandes protoplasmiques qui commencent à se montrer vers la partie médiane de l'ampoule, prennent immédiatement une direction oblique tout en restant accolées à la membrane, de manière à décrire une hélice. L'obliquité de ces bandes par rapport à l'axe est plus ou moins grande suivant le filament et la région considérés (fig. 4).

La figure 4 représente un filament dont en un point une des bandes est même dirigée perpendiculairement à l'axe. La couche protoplasmique n'est jamais plus épaisse que dans les filaments normaux. Les mouvements y sont lents. On peut se demander si cette déviation des bandes protoplasmiques n'est pas due à une poussée venant d'en bas et produite par l'afflux du protoplasme, qui continuerait, pendant un certain temps au moins, à passer du mycélium dans le filament, comme cela arrive dans les filaments en voie de croissance.

La forme de l'ampoule, qui a l'aspect d'une poire à grosse extrémité dirigée vers le haut, est en rapport avec les données fournies par Laurent (¹) sur l'inégale extensibilité de la membrane aux différents niveaux de la zone de croissance. C'est dans les portions

---

(¹) Laurent, *Études sur la turgescence chez le Phycomyces.* (Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, t. X, 1885.)

supérieures, en effet, que la membrane est de beaucoup plus extensible. Jamais cette ampoule ne se colore. Presque jamais les filaments qui la possèdent ne donnent naissance à des rameaux latéraux, bien que leur croissance soit arrêtée.

L'obliquité des bandes protoplasmiques est également très fréquente dans les cas où l'arrêt de croissance est dû à une rupture spontanée de la membrane au sommet du filament et où des rameaux se développent consécutivement (fig. 6).

6. *Rameaux nés sur des filaments présentant au cours de la première ou de la deuxième période une rupture spontanée de la membrane du sommet.*

Dewèvre signale des filaments présentant spontanément des rameaux dans des cultures vieilles de plusieurs jours faites sur gélatine contenant du moût de bière. Des cultures sur jus de pruneaux peuvent également leur donner naissance, rarement il est vrai. Ces filaments n'ont pas encore formé leur sporange ou sont au début de sa formation. Ils montrent tous à leur extrémité des débris protoplasmiques accolés à la partie externe de la membrane, indice de la rupture de celle-ci à ce niveau. Comme la même rupture s'observe sur beaucoup de filaments qui n'ont pas donné de rameau, on peut en conclure que l'apparition du rameau est consécutive à la rupture. Certains d'entre eux présentent, comme le dit Dewèvre, une cloison transversale au-dessus du point d'insertion du rameau. La figure 6 montre un rameau né sur la cloison même et s'engageant dans la portion terminale nécrosée du filament. Le nombre des rameaux est très variable : la figure 7 représente un filament qui en a produit sept.

Ce travail a été fait avec les conseils de M. Errera, et de MM. Massart et Clautriau.

Institut Botanique de Bruxelles,
12 août 1896.

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE I

FIG. 1. — Courbure d'un filament sporangifère après 1 $^1/_2$ heure d'action héliotropique Pas d'accumulation protoplasmique au côté concave.

FIG. 2. — Courbure plus marquée après $^1/_2$ heure d'action héliotropique seulement. Très légère accumulation au côté concave.

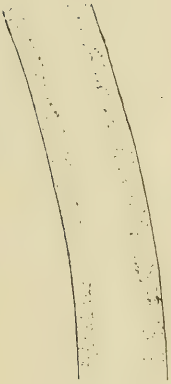
FIG. 3. — Ampoule sous-sporangiale.

FIG. 4. — Schématique. Portion d'un filament sporangifère à zone de croissance ampullaire. La paroi supérieure est mise au point.

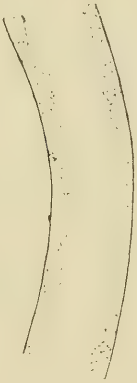
FIG. 5. — Demi-schématique. Filament à zone de croissance ampullaire. La paroi supérieure est mise au point.

FIG. 6. — Demi-schématique. Filament sporangifère à rupture terminale montrant un rameau né sur la cloison transversale.

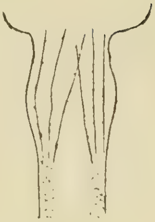
FIG. 7. — Filament sporangifère montrant sept rameaux développés à la suite d'une rupture de son extrémité.



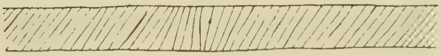
1



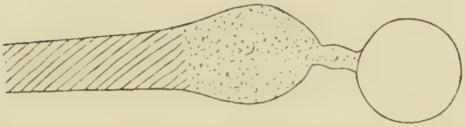
2



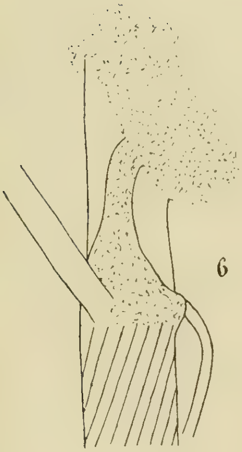
3



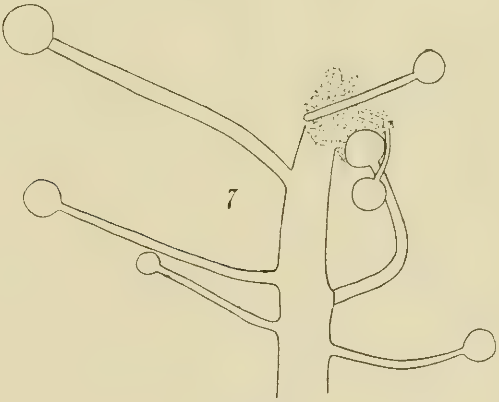
4



5



6



7

EXPÉRIENCES
RELATIVES A
L'ACTION DES RAYONS X SUR UN PHYCOMYCES

Note de M. L. ERRERA

PRÉSENTÉE PAR M. PH. VAN TIEGHEM (¹)

La Mucoracée *Phycomyces nitens* se courbe, comme on sait, quand elle subit l'influence asymétrique de beaucoup d'agents extérieurs, parmi lesquels il faut ranger, d'après Hegler, les ondes électriques de Hertz. On pouvait donc se demander si elle présenterait une courbure en étant exposée, par l'une de ses faces, aux rayons X de Lenard et de Röntgen.

Les expériences que j'ai faites pour élucider cette question, au laboratoire de Physique et à l'Institut Solvay (Université de Bruxelles), ont donné un résultat négatif : je n'ai pu constater aucune sensibilité du *Phycomyces* vis-à-vis de ces radiations.

(¹) Cette note a paru dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris,* t. CXXII, nº 13 (30 mars 1896,) p. 787.

SUR

LE THERMOTAXISME DES EUGLÈNES

PAR

É. DE WILDEMAN (¹)

La manière dont divers organes végétaux se conduisent vis-à-vis de la température a été étudiée par plusieurs auteurs. L'un de ceux qui ont fait faire le plus grand pas à cette question est John af Klercker; il a présenté en 1891, à l'Académie de Stockholm, un petit travail qu'il a intitulé : *Ueber caloritropische Erscheinungen bei einigen Keimwürzeln* (²).

Nous n'avons eu connaissance de ce travail qu'en 1892, alors que nous avions commencé une série de recherches sur le même sujet. Les résultats auxquels nous étions parvenu, en expérimentant sur de jeunes racines de *Faba* et de *Pisum*, n'étaient pas encore très nets; aussi avons-nous abandonné cette étude. Comme celui de M. af Klercker, notre but était de vérifier les données de Van Tieghem et de Wortmann (³), qui ont été les premiers à étudier ce sujet.

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin des séances de la Société belge de microscopie*, t. XX, p. 245.

(²) In *Ofvers. of Kongl. Vet. Ak. Forhandl.*, 1891, nº 10, p. 765.

On y trouvera la littérature du sujet.

(³) Wortmann, *Ueber den Einfluss der strahlenden Warme auf wachsende Pflanzentheile.* (Bot. Zeit., Bd XLI, 1883.)

Ueber den Thermotropismus der Wurzeln. (Bot. Zeit., Bd XLIII, 1885.)

On trouvera dans ces deux travaux les autres citations bibliographiques.

En même temps que nous faisions des observations sur les racines, nous expérimentions sur des *Euglènes;* ce sont les résultats que nous avons obtenus avec ces organismes dont nous allons faire le résumé dans cette note.

Les recherches de F. Schwarz (¹) ont démontré que les Euglènes sont négativement géotaxiques. On observe cependant parfois, en plaçant des Euglènes dans un tube de verre assez haut, qu'un certain nombre d'entre elles gagnent le fond du tube, tandis que d'autres se dirigent vers la surface du liquide. Les Euglènes réagissent probablement d'une façon différente suivant l'état de développement auquel elles se trouvent, et suivant l'espèce mise en expérience. Elles sont souvent mélangées dans une même récolte, et il est fort difficile de les séparer.

Les Euglènes sont aussi positivement géotaxiques ; cette propriété leur est connue depuis longtemps, et les travaux d'Engelmann ont même démontré que c'est la partie incolore, le rostre, qui est sensible à la lumière. Cette propriété serait ainsi presque indépendante de la chlorophylle. On peut facilement se rendre compte de l'héliotaxisme des Euglènes en plaçant le liquide qui en contient dans un tube capillaire. Si l'on dispose ce tube perpendiculairement aux rayons lumineux, les Euglènes se disperseront pour ainsi dire également dans tout le tube. Mais si l'on dispose le même tube dans le sens du rayon lumineux, on voit au bout de peu de temps les Euglènes se diriger et s'accumuler vers le bout du tube qui se trouve le plus rapproché de la source de lumière. Engelmann a démontré que la réaction des Euglènes vis-à-vis de la lumière est dans une grande mesure indépendante de la tension de l'oxygène. En l'absence ou en la présence d'une quantité ultranormale de ce gaz, les Euglènes sont encore très sensibles à la lumière (²).

(¹) F. Schwarz, *Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungserscheinungen von Chlamydomonas und Euglena.* (Ber der deutschen bot. Gesellsch., Bd II, 1884.)

(²) Engelmann, *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen.* (Pflüger's Arch. f. die gesammt. Physiol., Bd XXIX, 1882, p. 395.)

M. Aderhold (1) a prouvé qu'à l'obscurité les Euglènes sont très sensibles à l'oxygène et qu'elles s'accumulent toujours vers l'endroit où elles peuvent en trouver. Il a encore démontré que les Euglènes ne sont pas rhéotaxiques.

Restait donc à étudier la sensibilité à la chaleur. Il s'agissait tout d'abord de rechercher si ces organismes sont sensibles à la chaleur; si, lorsqu'on les expose en même temps à deux températures différentes, ils les discerneront, se dirigeront et s'accumuleront vers les parties les plus froides ou vers les plus chaudes.

J'ai fait quelques expériences dans ce but; les organismes employés étaient des Euglènes du groupe de l'*Euglena viridis*. Pour les mettre en expérience en évitant les courants de convection, on mélange le liquide qui les contient à du sable, de manière à former une pâte uniformément colorée en vert.

Si l'on introduit cette masse dans un tube à réactif bouché par du liège ou du caoutchouc, et qu'on place le tube horizontalement à l'obscurité près d'une source de chaleur, la partie fermée dirigée vers cette source, on observera, au bout d'un certain temps, que toutes les Euglènes se sont accumulées dans le tube vers sa région supérieure et au bout chauffé.

J'ai répété plusieurs fois de tels essais préliminaires avec du sable mélangé d'Euglènes, et chaque fois j'ai obtenu une accumulation très nette des Euglènes vers la partie chauffée.

L'expérience doit être continuée souvent pendant cinq à six heures pour donner un résultat bien net. On comprend que dans cette masse les Euglènes ont de grandes résistances à vaincre pour se transporter d'un bout à l'autre du tube, et elles ne peuvent y parvenir qu'au bout d'un certain temps.

De nouvelles expériences ont été alors instituées avec des Euglènes mélangées à du sable, avec des tubes remplis de liquide contenant les Euglènes, et enfin avec des tubes capillaires renflés au centre et contenant, eux aussi, du liquide avec Euglènes. Nous avons fait des expériences à la lumière et à l'obscurité; nous mesurions les températures par des thermomètres placés soit dans les tubes, soit contre eux.

---

(1) Aderhold, *Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederen Organismen*. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd XXII, 1888, p. 314.)

I.

Les expériences faites dans les premières conditions, c'est-à-dire avec du sable mélangé d'Euglènes, ont montré que ces organismes sont nettement attirés vers l'endroit du tube où la température est le plus élevée, dans les limites des températures auxquelles ont été faites nos recherches.

Le tableau suivant donne le résumé de quelques-unes de ces expériences, dont le résultat était des plus nets. Nous écartons les expériences dans lesquelles la masse de sable n'était pas continue ; au niveau des fissures se trouvaient alors rassemblées les Euglènes, très avides d'oxygène ; ces expériences avaient été faites à l'obscurité. La température la plus élevée régnait tantôt aux deux bouts du tube, tantôt à l'un d'eux seulement, suivant la manière dont était disposée l'expérience.

Dans la première des colonnes de ce tableau, nous avons noté les températures les plus élevées : c'est vers elles que se sont dirigées les Euglènes; dans la seconde, les températures les plus basses. Sur une même ligne se trouve la température des deux parties (chaude et froide) d'un tube pendant la durée d'une expérience.

Tubes avec sable mélangé d'Euglènes.
Obscurité.

TEMPÉRATURE de la partie la plus chaude.	TEMPÉRATURE de la partie la plus froide.	NOMBRE de tubes mis en expérience.
23° C.	17° C.	2 tubes.
20-22° »	16-18° »	1 tube.
19° »	15-17° »	2 tubes.
31-32° »	15-22° »	1 tube.

Ce dernier tube était moins net que les autres.

La durée de ces expériences a varié suivant les cas; en général, au bout de neuf à douze heures on pouvait voir déjà une accumulation nette vers l'extrémité chauffée. Dans certaines expériences, c'était seulement au bout de vingt-quatre heures que le résultat était net. Nous nous sommes toujours assuré qu'après cette durée il y avait encore des Euglènes en vie; beaucoup, il est vrai, s'étaient transformées en kystes. Cette transformation est due, sans doute, à l'absence de lumière et à la diminution d'oxygène.

Nous avons employé dans ces expériences des tubes fermés à un bout, des tubes ouverts aux deux bouts, dans les bouchons desquels passaient les boules de thermomètres qui nous donnaient la température du milieu; enfin, des tubes fermés aux deux bouts, dans lesquels on introduisait la masse à mettre en expérience par une tubulure centrale.

Pour les tubes fermés à l'un des bouts et bouchés à l'autre, que nous exposions à une chaleur unilatérale, nous avons toujours eu soin de présenter le bout fermé à la source de chaleur, afin d'éviter l'erreur qui aurait pu provenir de l'accumulation des Euglènes vers l'oxygène qui peut traverser les fentes du bouchon.

Toutes les expériences avec du sable mélangé d'Euglènes furent faites à l'obscurité, soit dans des boîtes bien closes remplies de son, par le couvercle desquelles passaient des thermomètres qui indiquaient la température du voisinage des extrémités des tubes, soit dans les chambres thermostatiques obscures à température constante, dont on peut disposer à l'Institut Botanique de Bruxelles. Dans ce dernier cas, la température la plus basse était obtenue en faisant couler un courant d'eau de la ville sur une bande de papier buvard qui entourait, sur une certaine largeur, le tube mis en expérience.

Les résultats étaient souvent très démonstratifs; on reconnaissait nettement dans le tube l'anneau de sable qui avait été couvert par le papier buvard : il était privé de coloration verte. Toutes les Euglènes mélangées au sable avaient émigré vers les parties plus chaudes du tube. En déplaçant alors la bande refroidissante, en la disposant sur le tube là où les Euglènes s'étaient accumulées en assez grand nombre, on observait qu'au bout d'un certain temps tous les organismes primitivement logés en cet endroit s'étaient de nouveau déplacés et réunis dans les parties chaudes du tube.

II.

Les expériences faites avec le liquide qui renfermait des Euglènes nous ont donné, en général, les mêmes résultats, quand nous opérions avec des tubes à réactifs assez larges. Mais la délimitation des zones incolores et vertes est naturellement beaucoup moins nette. Comme dans les expériences précédentes, nous avons employé, pour les recherches sur le liquide contenant les Euglènes, des tubes ouverts à un ou aux deux bouts, ou des tubes bouchés à leurs deux extrémités.

Un certain nombre de ces expériences ont été faites à la lumière, en plaçant le tube perpendiculairement à la direction des rayons lumineux, c'est-à-dire devant une fenêtre du laboratoire; quelques-unes ont été faites à l'obscurité. Ordinairement, en même temps qu'une recherche était faite sur des Euglènes vivantes, nous placions à côté du tube en expérience des Euglènes mortes soumises aux mêmes conditions. Ces organismes étaient tués par l'ébullition ou par l'addition, au liquide qui les contenait, de trois à quatre gouttes d'une solution aqueuse de sublimé corrosif.

Les expériences témoins donnaient toujours des résultats différents de celles dans lesquelles on employait des Euglènes vivantes; les Euglènes mortes gagnaient bien vite le fond du vase où elles s'accumulaient en formant une couche à peu près d'égale épaisseur.

Nous renseignerons seulement dans le tableau suivant, qui donne le résumé de nos expériences, celles qui nous ont présenté des résultats suffisamment nets. Nous ne relatons naturellement pas celles qui furent faites avec des Euglènes mortes.

Ici aussi la température la plus élevée régnait tantôt vers l'un des bouts du tube, tantôt vers les deux bouts, suivant la manière dont l'expérience était disposée. Quant aux dispositifs employés, ils étaient les mêmes que ceux dont nous avons parlé plus haut.

Tubes contenant des Euglènes dans l'eau.

TEMPÉRATURE de la partie la plus chaude.	TEMPÉRATURE de la partie la plus froide	NOMBRE de tubes mis en expérience.	
24° C.	16-17° C.	2 tubes.	Lumière.
31° »	18-20° »	1 »	»
31°5 »	18 »	2 »	»
35° »	21 »	1 »	»
39° »	21 »	1 »	»
35° »	21 »	1 »	Obscurité.

La première colonne nous indique les températures vers lesquelles se sont dirigées les Euglènes.

Les résultats étaient beaucoup plus rapidement visibles que dans les expériences avec sable mélangé d'Euglènes ; au bout d'une demi-heure à une heure, on pouvait voir l'accumulation des organismes vers la source de chaleur.

Nous n'avons pas tenu compte de toutes nos expériences, car dans plusieurs d'entre elles des bulles d'air se sont formées vers l'une ou l'autre des extrémités des tubes et, dans ce cas, les conclusions que l'on peut tirer de l'expérience, qu'elles soient dans le sens indiqué par le tableau ou en sens opposé, sont à écarter.

III.

Nos expériences avec des Euglènes en liquide introduit dans les tubes capillaires n'ont pas fourni des résultats complètement comparables à ceux que nous exposions plus haut; ils étaient parfois absolument opposés. Quoique les résultats de ces essais ne soient pas d'un grand secours pour l'étude du thermotaxisme des Euglènes, on peut en dégager quelques indications intéressantes.

Si l'on met en expérience, à l'obscurité, un tube capillaire renfermant du liquide à Euglènes et qu'on refroidisse le tube vers le centre ou à l'une des extrémités, on verra les Euglènes se diriger vers les parties les plus chaudes, c'est-à-dire aux deux bouts du tube si celui-ci est refroidi au centre, à l'un des bouts si le tube est refroidi à l'une des extrémités. Mais ici les parties les plus chaudes coïncident avec celles où se trouve l'oxygène. Les résultats que l'on peut obtenir de cette manière, tout en étant comparables à ceux que nous avons indiqués plus haut, ne peuvent entrer en ligne de compte, car on pourrait obtenir un résultat analogue sans refroidir le tube.

Mais si, les Euglènes s'étant accumulées à l'une des extrémités du tube, on vient à refroidir cette portion, on verra les organismes abandonner leur place et se diriger vers l'autre bout du tube, où la température est plus élevée.

Voici d'ailleurs les résultats des quelques expériences faites de cette manière, avec des tubes capillaires placés à l'obscurité dans les chambres thermostatiques. La première colonne du tableau renseigne les températures vers lesquelles se dirigent les Euglènes.

Tubes capillaires avec Euglènes dans l'eau. — Obscurité.

TEMPÉRATURE de la partie la plus chaude.	TEMPÉRATURE de la partie la plus froide.	NOMBRE de tubes mis en expérience.
24° C.	15° C.	1 tube peu net.
32° »	11°5 »	1 »
18°5 »	14°5 »	2 tubes
30 »	11°5 »	1 tube
32 »	11°5 »	1 tube peu net.

Ces résultats ne peuvent être considérés comme généraux. Si l'on fait les mêmes expériences à la lumière du jour en chauffant l'une des extrémités du tube capillaire par un courant d'air chaud obtenu par une flamme obscure de Bunsen, les résultats sont totalement inverses. On ne peut chauffer directement le tube par la flamme de Bunsen : nous avons intercalé entre la flamme et le bec une plaque de tôle.

Le tube mis en expérience était dirigé perpendiculairement au rayon lumineux. On voit alors les Euglènes fuir la chaleur, même quand celle-ci n'est pas supérieure à celle qui les attirait dans les expériences placées dans la chambre thermostatique. Le tableau suivant nous donne le résultat des expériences faites à la lumière ; les températures indiquées sont celles renseignées par les thermomètres à l'extrémité des tubes. La première colonne indique la température de la partie du tube où s'accumulaient les Euglènes.

Tubes capillaires avec Euglènes dans l'eau.
Lumière.

TEMPÉRATURE de la partie la plus froide.	TEMPÉRATURE de la partie la plus chaude.	NOMBRE de tubes mis en expérience.
15° C.	24° C.	2 tubes.
13° »	16° »	1 tube.
14° »	16° »	1 »
16°5 »	23° »	1 »
15° »	20°5 »	1 »
21° »	25° »	2 tubes.

Par l'échauffement à la lumière, on peut faire quitter très rapidement la place occupée par les Euglènes, et cela plusieurs fois de suite, en exposant l'endroit où elles se sont accumulées à la température la plus élevée. Les Euglènes s'étant rassemblées à un bout du tube, on retourne celui-ci et on expose le bout qui possède un bouchon vert d'Euglènes à la chaleur ; fort peu de temps après, elles ont quitté leur place pour se réunir à l'autre bout du tube. Au bout d'une demi-heure, toutes les Euglènes se sont accumulées dans la partie la plus froide du tube; les résultats s'obtiennent donc très rapidement.

Il y a pour la réussite de cette expérience une condition essentielle : il faut que le grand axe du tube capillaire soit dirigé perpendiculairement aux rayons lumineux. Si l'on place, au contraire, le tube dans le sens du rayon, on verra les Euglènes se diriger vers l'extrémité la plus rapprochée de la source de lumière et s'y accumuler, en vertu de leur héliotaxisme positif. Si l'on vient alors à faire agir la chaleur sur le bouchon d'Euglènes formé à cette extrémité, on ne parviendra plus à les faire fuir : elles meurent sur place au lieu de se diriger vers les parties froides du tube.

Ce n'est pas par un courant qui se formerait dans le liquide par l'échauffement unilatéral que les Euglènes sont entraînées dans ces expériences, car, mortes, elles ne sont pas entraînées et, en outre, en expérimentant sur des Euglènes mortes et sur des Euglènes vivantes, on obtient, comme nous l'avons vu plus haut, des résultats différents. Des recherches faites avec des Bactéries et des Algues vertes non mobiles nous ont démontré que ce courant, s'il existe, n'agit pas. Même après une exposition de plusieurs heures à une source de chaleur unilatérale, ces organismes étaient encore répartis également dans le liquide, alors que les Euglènes fuyaient presque instantanément la chaleur.

Quel est donc l'agent qui attire les Euglènes vers les parties froides, ou qui leur fait abandonner les parties chaudes du tube, quand celui-ci est disposé perpendiculairement au rayon lumineux ? Cette répulsion est peut-être due à l'oxygène : en chauffant une des extrémités, nous y raréfions l'air et, par conséquent, l'oxygène ; les Euglènes se dirigeraient peut-être vers la partie du tube où la teneur en oxygène n'a pas varié. Mais on pourra objecter que les Euglènes ne sont pas sensibles à l'oxygène quand elles sont exposées à la lumière; elles ont la faculté d'en fabriquer elles-mêmes.

Cependant Engelmann [1] a trouvé que la sensibilité à la lumière est plus forte sous une certaine tension d'oxygène un peu plus considérable que la tension normale; tout en étant indifférentes dans une assez grande mesure à la tension de l'oxygène, les Euglènes réagissent mieux sous une certaine tension. Cette tension au bout libre est sans doute plus favorable à l'Euglène pour manifester son héliotropisme.

Ce serait alors ce dernier qui ferait fuir à l'Euglène la source de chaleur. Il doit exister entre ces deux facteurs extérieurs des relations intéressantes dont l'étude n'a pas encore été entreprise.

On pourrait, dans ces expériences, songer peut-être aussi à l'action des produits de combustion des gaz; la plaque de tôle chauffée par le bec de Bunsen dégage peut-être des gaz qui sont nuisibles aux Euglènes et les font fuir vers les parties froides du tube.

Malheureusement, des expériences n'ont pas été instituées en vue d'élucider ces divers points.

L'expérience dans laquelle nous plaçons en conflit l'héliotaxisme et le thermotaxisme nous montre que chez ces organismes il n'y a pas une perception bien nette des facteurs utiles et nuisibles, l'organisme ne sait pas s'arrêter pour conserver un juste milieu.

Des observations comparables ont été faites par d'autres auteurs. M. Massart a pu démontrer que des *Euglena* et des *Trachelomonas*, fuyant dans les conditions ordinaires une certaine concentration de liquide salin, y sont attirées malgré elles quand la position de ce liquide coïncide avec le point le plus rapproché de la source lumineuse [2].

De ce que nous avons exposé plus haut nous pourrons conclure que les Euglènes sont sensibles à la chaleur (1). Mais de ces expériences on ne peut déduire qu'il y a un optimum de température auquel les Euglènes seraient le plus sensibles, auquel la réaction se ferait le plus rapidement.

---

[1] *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen.* (Pflüger's Arch. f. die gesammt. Physiol., Bd XXIX, 1882. p. 395.)

[1] *Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines.* (Archives de biologie, t. IX, 1889, p. 563.)

De nouvelles recherches sont donc a instituer dans ce sens.

Institut Botanique, Université de Bruxelles,
mai 1894.

---

(1) Nous ne pouvons spécifier ici s'il s'agit de caloritropisme ou de thermotropisme, dans le sens qu'accorde à ces mots M. Af. Klercker.

RÉACTION OSMOTIQUE

DES

CELLULES VÉGÉTALES

A LA

CONCENTRATION DU MILIEU

PAR

Fr. VAN RYSSELBERGHE

SOMMAIRE

Pages.

Bibliographie 425

Préface 436

PREMIÈRE PARTIE. — *Grandeur de la réaction* 441

Introduction 441

Généralités sur la méthode d'expérimentation 448

CHAPITRE PREMIER. — Solutions à concentrations constantes . . . 451

A. Expériences basées sur les coefficients de dissociation électrolytique 451

§ 1. Méthode spéciale 451

---

(1) Ce travail a paru dans le tome LVIII des *Mémoires couronnés et autres Mémoires* publiés par l'Académie royale de Belgique, 1899.

§ 2. Résultats fournis par les expériences 456

1° Pouvoirs osmotiques définitifs 456

a. Expérience type : cellules épidermiques de *Tradescantia discolor* dans les solutions de KNO_3 456

Pouvoir osmotique normal, transitoire, définitif, minimum 456

Excès osmotique 459

Loi de Weber 460

b. Cellules épidermiques de *Tradescantia discolor* dans des solutions isotoniques de différents corps 462

c. Résultats se rapportant aux cellules autres que celles de *Tradescantia* 464

2° Pouvoirs osmotiques transitoires 467

B. Expériences basées sur les coefficients isotoniques 469

§ 1. Méthode spéciale 469

§ 2. Résultats fournis par les expériences 471

1° Pouvoirs osmotiques définitifs 471

2° Pouvoirs osmotiques déterminés de deux en deux heures . 473

Pouvoir osmotique de l'eau de la ville de Bruxelles . . . 474

Chapitre II. — Solutions à concentrations variables. 476

§ 1. Méthode spéciale 476

§ 2. Résultats fournis par les expériences 476

a. Résistance des cellules à la dilution brusque de la solution initiale 476

b. Résistance des cellules à la dilution graduelle de la solution initiale. 477

c. Influence de la dilution de la solution initiale sur le pouvoir osmotique cellulaire. 477

d. Résistance des cellules à l'augmentation en concentration de la solution initiale 478

Chapitre III. — Solutions portées à diverses températures . . . 478

§ 1. Méthode spéciale 478

§ 2. Quelques résultats fournis par les expériences 480

Tome IV, 1899.

a. Influence de la température sur la valeur du pouvoir osmotique cellulaire 480
b. Influence de la température sur le degré de la plasmolyse . 481
c. Influence de la température sur l'intensité des phénomènes osmotiques 482
Chapitre IV. — Variation du pouvoir osmotique et adaptation . . 483
§ 1. Méthode spéciale 483
§ 2. Résultats fournis par les expériences 483
DEUXIÈME PARTIE. — *Nature de la réaction*. 488
Introduction 488
Chapitre V. — Augmentation du pouvoir osmotique 498
§ 1. Variation du volume cellulaire 498
§ 2. Intraméabilité 498
a. *Tradescantia*. — $NaNO_3$ et KNO_3 498
— KCl et NaCl. 500
— K_2SO_4 500
— Saccharose 501
— Glycose 501
b. *Allium*. — KNO_3 501
c. *Symphoricarpus*. — KNO_3. 502
d. *Spirogyra*. — KNO_3. 502
— Saccharose 502
§ 3. Anatonose 502
a. *Tradescantia*. — Absorption et transformation probables de la saccharose et de la glycose . . 502
— Solubilité de l'oxalate de calcium. . 503
— Formation d'acide oxalique . . 504
— Avantages de la production d'acide oxalique comme substance osmotique 506
— Transformation de l'amidon . . . 508
b. *Elodea canadensis* et *Potamogeton densus*. — Transformation de l'amidon 508
c. *Stratiotes aloides*. — Transformation de l'amidon 509

d. Allium 510
e. Symphoricarpus 512
Déductions 512
Chapitre VI. — Diminution du pouvoir osmotique 514
§ 1. Absorption d'eau par la cellule 514
§ 2. Extraméabilité 514
§ 3. Catatonose 514
Résumé et conclusions 516

BIBLIOGRAPHIE

1. AMBRONN, H., Ueber Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen. (*Jahrb. für wiss. Bot.*, Bd XIV, 1884, p. 82.)

2. ARRHENIUS, Ueber die Dissociation der in Wasser gelösten Stoffe. (*Zeitschr. für physik. Chemie*, Bd I, 1887.)

3. AUBERT, E., Sur la répartition des acides organiques chez les plantes grasses. (*Rev. génér. de bot.*, t. II, 1890, p. 369.)

4. — Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. (*Ann. des sciences naturelles*, t. XVI, 1892, p. 1.)

5. BEHRENS, H., Anleitung zur mikrochemischen Analyse der wichtigsten organischen Verbindungen. Hamburg und Leipzig, 1897.

6. BELZUNG, E., Sur l'existence de l'oxalate de chaux à l'état dissous. (*Journ. de bot.*, 16 juin 1894.)

7. BEILSTEIN, E., Handbuch der organische Chemie. Dritte Auflage.

8. BÖHM, J., Ueber Stärkebildung aus Zucker. (*Bot. Zeit.*, 1883, p. 33.)

9. BRUNNER, H., Analyse chimique qualitative des substances minérales et des acides organiques et alcaloïdes les plus importants. Lausanne, 1889.

10. CAMPBELL, H., The staining of living Nuclei. (*Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tübingen*, Bd I. 1888, p. 569.)

11. CHEVASTELON, R., Contribution à l'étude des hydrates de carbone. Étude chimique et physiologique de ceux contenus dans l'ail, l'échalotte et l'oignon. (*Mém. de la Société des sciences phys. et nat. de Bordeaux*, 5e série, t. I, 1895, p. 1.)

12. COHNSTEIN, Zur Lehre von der Transsudation. (*Virchow's Arch.*, Bd CXXXV, 1894, p. 514.)

13. — Weitere Beiträge zur Lehre von der Transsudation und zur Theorie der Lymphbildung. (*Pflüger's Arch.*, Bd LIX, 1894, p. 350.)

14. — Ueber die Einwirkung intravenöser Kochsalzinfusionen auf die Zusammensetzung von Blut und Lymphe. (*Ibid.*, Bd LX, 1894, p. 291.)

15. CZAPEK, F., Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XXIX, 1896, p. 321.)

16. DASSONVILLE, CH., Action des sels sur la forme et la structure des végétaux. (*Rev. génér. de bot.*, t. VIII, 1896, pp. 284 et 324.)

17 DEMOOR, J., La signification de la pression cellulaire en physiologie et en pathologie. (*Journ. de la Soc. royale des sciences médic. et natur.*, nº 7, 16 février 1895.)

18. DE VRIES, H., Sur la perméabilité du protoplasme des betteraves rouges. (*Arch. néerl. des sciences exactes et natur.*, t. VI, 1871, p. 115.)

19. — Landwirthschaftl. Jahrb., 1877, p. 896.

20 — Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig, 1877.

21. — Sur la perméabilité des membranes précipitées. (*Arch. néerl. des sciences exactes et natur.*, t. XIII, 1878, p. 344.)

22. — Ueber die Bedeutung der Pflanzensäuren für den Turgor der Zellen. (*Bot. Zeit.*, 1879, nº 52.)

23. — Ueber die inneren Vorgänge bei den Wachsthumskrümmungen mehrzelliger Organe. (*Bot. Zeit.*, 1879, p. 830.)

24. — Aufrichten des gelagerten Getreides. (*Landwirthschaftl. Jahrb.*, Bd IX, 1880.)

25. — Sur l'injection des vrilles, comme moyen d'accélérer leurs mouvements. (*Arch. néerl.*, t. XV, 1880, p. 269.)

26. — Sur les causes des mouvements auxotoniques des organes végétaux. (*Ibid.*, p. 295.)

27. — Ueber den Antheil der Pflanzensäuren an d. Turgorkraft wachsender Organe. (*Bot. Zeit.*, 1883, p. 849.)

28. — Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIV, 1884, p. 427.)

29. — Zur plasmolytischen Methodik. (*Bot. Zeit.*, 1884, p. 289.)

30 — Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XVI, 1885, p. 465.)

31. — Ueber Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. (*Bot. Zeit.*, 1886, nº 1.)

32. — Osmotische Versuche mit lebenden Membranen. (*Zeitschr. für physik. Chemie*, Bd II, 1888, p. 415.)

33. — Ueber den isotonischen Coefficient des Glycerins. (*Bot. Zeit.*, 1888, nºˢ 15, 16.)

34. DE VRIES, H., Isotonische Coefficienten einiger Salze. (*Zeitschr. für physik. Chemie*, Bd III, 1889, p. 103)

35 — Ueber die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff. (*Bot. Zeit.*, 1889, nos 19, 20.)

36. DIXON, H., Note on the Role of Osmosis in Transpiration. (*Proceed. of the Roy. Irish Acad.*, vol. III, 1896, p. 767.)

37. — On the Osmotic Pressure in the Cells of Leaves. (*Ibid.*, vol. IV, 1896, p. 61.)

38. DRESER, Ueber Diurese. (*Arch. für experiment. Pathol. und Pharmak*, Bd XXIX, 1892, p. 303.)

39. ERRERA, L., Sur le mécanisme du sommeil. (Communication faite à la Société d'anthropologie de Bruxelles, dans la séance du 25 mars 1895.) [Voir ce travail plus haut, p. 141.]

40. ESCHENHAGEN, L., Ueber den Einfluss von Lösungen verschiedener Concentrationen auf das Wachsthum von Schimmelpilzen. Stolp, 1889.

41. ETARD, A , La constitution des solutions étendues et la pression osmotique. (*Rev. génér. des sciences*, 15 avril 1890.)

42 FAMINTZIN, A , Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hülfsmittel zum Studium der Entwickelungsgeschichte der niederen Pflanzenformen. (*Bot. Zeit.*, 1871, p. 781.)

43. FECHNER, Elemente der Psychophysik, 1860.

44. FRANK, Die Krankheiten der Pflanzen. Breslau, 1896.

45. — Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd V, p. 161.)

46. FISCHER, E., Anleitung zur Darstellung organischer Präparate. Dritte Aufl., Würzburg, 1890.

47. GERALD, F., Osmotic Pressure. (*Philosophic. Magaz.*, October 1896.)

48. GIESSLER, R., Die Lokalisation des Oxalsäure in der Pflanze. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, Bd XXVII, N. F. XX.)

49. HAMBURGER, H., Over de permeabiliteit der roode bloedlichaampjes, in verband met de isotonische coefficienten. (*Versl. en meded. der Koninkl. Akad. van Wetensch.*, Amsterdam, 3de reeks, deel VII.)

50. — Ueber den Einfluss chemischer Verbindungen auf Blutkörperchen, im Zusammenhange mit den Moleculargewichten. (*Arch. für Anat. und Physiol.*, Physiol. Abth., 1886, p. 476.)

51. Hamburger, H., Ueber die durch Salz- und Rohrzuckerlösungen bewirkten Veränderungen der Blutkörperchen. (*Arch. für Anat. und Physiol.*, Physiolog Abth., 1887.)

52. — Die isotonische Coefficienten und die rothen Blutkörperchen. (*Zeitschr. für physik. Chemie*, Bd VI, 1890.)

53. — Untersuchungen über die Lymphbildung, insbesondere bei Muskelarbeit. (*Zeitschr. für Biologie*, 1893.)

54. — Die physiologische Kochsalzlösung und die Volumsbestimmung der körperlichen Elemente im Blute. (*Centralbl. für Physiol.*, 1893, Heft 6.)

55. — Hydrops von mikrobiellem Ursprung. (*Ziegler's Beitr. zur allg. Pathol. und pathol. Anat.*, 1893.)

56. — Contribution à l'étude de l'hydropisie. (*Flandre médicale*, I, n° 6.)

57. — La pression osmotique dans les sciences médicales. (*Flandre médicale*, I, n^{os} 15, 16.)

58. — Zur Lehre der Lymphbildung. (*Arch. für Anat. und Physiol.*, Physiol. Abtheil., 1895.)

59. — Ueber die Regelung der osmotischen Spannkraft von Flüssigkeiten in Bauch- und Pericardialhöhle. Beitrag zur Kenntniss der Resorption. (*Arch. für Anat. und Physiol.*, Physiolog. Abtheil., 1895.)

60. Hansteen, B., Beiträge zur Kenntniss der Eiweissbildung und der Bedingungen der Realisirung dieses Processes im Phanerogamen Pflanzenkörper. (*Berichte der deutsch. botan. Gesellsch.*, 1896.)

61. Hedin, S.-G., Ueber Bestimmung isotonischer Konzentrationen durch Zentrifugieren von Blutmischungen. (*Zeitschr. für physik. Chemie*, Bd XVI, 1895.)

62. Heidenhain, Versuche und Fragen zur Lehre der Lymphbildung. (*Pflüger's Arch.*, Bd LI, 1891.)

63. — Neue Versuche über die Aufsaugung im Dünndarme. (*Pflüger's Arch.*, Bd LVI, 1894, p. 579.)

64. — Bemerkungen zu dem Aufsatze des Herrn Cohnstein « Zur Lehre der Transsudation ». (*Ibid.*, p. 632.)

65. Henry, Ch., Communications relatives à la relation existant entre l'excitant et la sensation. (*Comptes rendus*, t. CXXII, 1896, pp. 951, 1139, 1283, 1437. Résumé in « La loi psychophysique », *Rev. scient.*, 5 février 1898.)

66. Hilburg. Ueber Turgescenzänderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. (*Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tüb.*, Bd I, 1881, p. 23.)

67. Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der Oxalisarten. Jena, 1884.

68. Husemann, A., et Hilger, A., Die Pflanzenstoffe in chem., physiolog., pharmak. und toxicol. Hinsicht. Berlin, 1892.

69. Janse, J.-M., Plasmolytische Versuche an Algen. (*Bot. Centralbl.*, Bd XXXII, 1887, nº 40.)

70. — Die Permeabilität des Protoplasma. (*Versl. en meded. der Koninkl. Akad. van Wetensch.*, Amsterdam, Bd IV, 1888, p. 332.)

71. Jarius, M., Ueber die Einwirkung von Salzlösungen auf den Keimungsprocess einiger einheimischer Culturgewächse. (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, 1885, p. 149.)

72. Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (*Unters. a. d. Botan. Inst. zu Tüb.*, Bd II, 1888, p. 489.)

73. Klercker, J. af., Eine Methode zur Isolierung lebender Protoplasten. (*Ofversigt af Kongl. Vetensk. Ak. Förhandlingar*, 1892, nº 9. Traduit in *Bull. de la Soc. belge de microsc.*, t. XIX, p. 105.)

74. Knop, W., Quantitativ-analytische Arbeiten über den Ernährungsprocess der Pflanzen. (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, Bd III, 1861, p. 295.)

75. — Methode der chemischen Analyse der Ackererden. (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, Bd XVII, 1874, p. 70.)

76. Kohl, Mechanik der Reizkrümmungen, 1894.

77. — Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze. Marburg, 1889.

78. Kolkwitz, R., Untersuchungen über Plasmolyse, Elasticität, Dehnung und Wachsthum an lebenden Markgewebe. (Inaug. Dissert., Berlin, 1895.)

79. Köppe, H., Eine neue Methode zur Bestimmung isosmotischer Konzentrationen. (*Zeitschr. für physik. Chemie*, Bd XVI, 1895.)

80. Krabbe, G., Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen, in seiner Abhängigkeit von Druckwirkungen. (*Abhandl. d. Königl. Akad. zu Berlin*, 1884.)

81. — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die osmotischen Processe lebender Zellen. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XXIX, 1896, p. 441.)

82. Kraus, G., Die Acidität des Zellsaftes. Halle, 1884.

83. — Stoffwechsel der Crassulaceen, 1886.

84. — Ueber das Kalkoxalat der Baumrinden. Halle, 6 Jan. 1896.

85. — Ueber das Verhalten des Kalkoxalats beim Wachsen der Organe. (*Flora*, Bd LXXXIII, 1897, p. 54.)

86. LAURENT, E., Études sur la turgescence chez le Phycomyces. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. X, 1885.) [Voir ce travail plus haut, p. 367.]

87. — Stärkebildung aus Glycerin. (*Bot. Zeit.*, 1886, p. 151.)

88. — Recherches physiologiques sur les Levures. (*Ann. de la Soc. belge de microsc.* [Mémoires], t. XIV, 1890, p 31.) [Voir ce travail dans le vol. I, p. 135, du présent Recueil.]

89. LESAGE. Influence du bord de la mer sur la structure des feuilles. (*Comptes rendus*, 1889.)

90. — Influence de la salure sur la formation de l'amidon dans les organes végétatifs chlorophylliens. (*Ibid.*, t. CXII, 1891.)

91. LIDFORSS, M.-B., Sur les réactifs de la glycose et des tanins. (*Journ. de pharm. et de chim.*, t. I, 1895, p. 411.)

92. LŒB, J., Investigations in physiological Morphology. — III. Experiments of Cleavage. Boston, 1892.

93. — Some facts and principles of physiological Morphology. Biological lectures delivered at Wood's Hall. Boston, 1894.

94. — Physiolog. Untersuch. über Ionenwirkungen. (*Pflüger's Arch.*, Bd LXIX, 1897, p. 1.)

95. LUMBECK, V., Ueber die diuretische Wirkung der Salze. (*Arch. für experiment. Pathol. und Pharmak.*, t. XXV, 1889.)

96. MASSART, J., Recherches sur les organismes inférieurs. — I. La loi de Weber vérifiée pour l'héliotropisme d'un champignon. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, décembre 1888.)

97. — Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. (*Arch. de biol.*, t. IX, 1889, p. 515.)

98. — Recherches sur les organismes inférieurs. — II. La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins. (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, août 1891.)

99. MAYER, AD., Ueber die Bedeutung der organischen Säuren in den Pflanzen. (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, Bd. XVIII, 1875, p. 410; Bd. XXI, 1878, pp. 127 et 277; 1884, p. 217.)

100. MEYER, ARTH., Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glycerin. (*Bot. Zeit.*, 1886, p. 81.)

101. MEYER-WILDERMANN, Experimentelle Feststellung der van 't Hoff'schen Constante in sehr verdünnten Lösungen. (Résumé in *Chemiker Zeitschr.*, 30 juin 1897.)

102. MOLL, J.-W., Unters. über Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern. (*Versl. en meded. der Konink. Akad. van Wetensch.*, Amsterdam, 2^{de} reeks, deel XV, 1880.)

103. Nägeli, C., Primordialschlauch und Diosmose der Pflanzenzelle. (*Pflanzenphysiol. Unters. von C. Nägeli und C. Cramer*, 1855, Heft I.)

104. — Theorie der Gährung. München, 1879.

105. Nernst, W., Theoretische Chemie. Stuttgart, 1893.

106. Nickel, E., Die Farbenreactionen des Kohlenstoffverbindungen Berlin, 1890.

107. Nobbe, Fr., und Siegert, Th., Ueber das Chlor als specifischen Nährstoff der Buchweizenpflanze. (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, Bd IV, 1862, p. 318.)

108. Oltmanns, Ueber die Bedeutung der Concentrationsänderungen des Meerwassers für das Leben der Algen (*Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin*, Bd X, 1891.)

109. Ostwald, W., Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd I : Stöchiometrie. 2te Aufl. Leipzig, 1891.

110. — Studien zur Energetik. — I. Das absolute Maassystem. (*Ber. über die Verhandl. der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wiss.* Mathem.-phys. Cl., 1891, p. 277.)

111. — Lehrbuch der allgemeinen Chemie, Bd II, Th. 1 : Chemische Energie. Leipzig, 1893.

112. Overton, Die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzenzelle. (*Vierteljahrsschr. der Naturforsch. Gesellsch. in Zürich*, 1895, 2tes Heft.)

113. — Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxicologie und Pharmakologie. (*Festschrift der Naturforsch. Gesellsch. in Zürich*, 1896, II, et *Zeitschr. für physik. Chem.*, Bd XXII, 1897, p. 189.)

114. Papasogli, Stazioni sperimentali agrarie italiane, 1895.

115. Pfeffer, W., Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen. (*Physiol. Unters.*, 1873.)

116. — Periodische Bewegungen der Blattorgane. Leipzig, 1875.

117. — Osmotische Untersuchungen. Leipzig, 1877.

118. — Pflanzenphysiologie. Leipzig, 1881.

119. — Id., 2te Aufl. Leipzig, 1897.

120. — Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. (*Unters. a. d. Bot. Inst. Tüb.*, Bd I, 1884, p. 363.)

121. — Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebenden Zellen. (*Ibid.*, 1886, p. 179.)

122. Pfeffer, W., Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen. (*Ibid.*, Bd II, 1888, p. 582.)

123 — Ueber Oxydationsvorgänge in lebenden Zellen. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd LXXV, 1889. p. 82.)

124 — Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen. (*Abhandl. der mathem.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.*, Bd XVI, 1890.)

125. — Studien zur Energetik der Pflanze. (*Ibid.*, Bd XVIII, 1892.)

126. — Ueber Election organischer Nährstoffe. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XXVIII, 1895, p. 205.)

127. Poulsen, V.-A., Microchimie végétale. Traduction de Lachmann. Paris, 1883.

128. Pringsheim, N., Ueber chemische Niederschläge in Gallerte. (*Pringsheim's Jahrb.*, 1895.)

129. Raulin, J., Études chimiques sur la végétation. (*Ann. des sc. natur.*, 5^e^ série, t. XI. 1869, p. 93.)

130 Sachs, J., Lehrbuch der Botanik, 1874.

131. Saposchnikoff, W., Die Stärkebildung aus Zucker in den Laubblättern. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd VII, 1889, p. 258.)

132. Schimper, A., Ueber Kalkoxalatbildung in den Laubblättern. (*Bot. Zeit.*, 1888, p. 65.)

133. Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. (*Flora*, 1890, p. 207.)

134. Smoeger, M., Le dosage du sucre à l'aide de la solution cuivrique d'Ost. (Résumé in *Journ. de pharm. et de chim.*, t. XXIX, 1894. p. 86.)

135. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen. (*Unters. a. d. Bot. Inst. Tüb.*, Bd I, 1883, p. 135.)

136. Sorauer, Annalen der Landwirthschaft, Bd LII, 1868, p. 156.

137. Stange, B., Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachsthum bei einigen phanerogamen Pflanzen. (*Bot. Zeit.*, 1892, p. 253.)

138. Starling, E.-H., The influence of mechanical factors on Lymphproduction. (*Journal of Physiology*, vol. XVI, n° 34, 1894.)

139. — On the mode of action of Lymphagogues. (*Ibid.*, vol. XVII, n° 1, 1894.)

140. Starling and Bayliss, Observations on venous pressures and their relationship to capillary pressures. (*Ibid.*, vol. XVI. n^os^ 3 et 4, 1894.)

141. Starling and Tubby, Absorption and secretion into serous cavities. (*Ibid.*, 1894.)

142. Storp, Ueber den Einfluss von Chlornatrium auf die Keimung einheimischer Culturgewächse. Berlin, 1883.

143. Sutherland, W., The causes of osmotic Pressure and of the simplicity of the Laws of dilute solutions. (*Philos. Mag.*, fifth series, n° 27, 1897, p. 493.)

144. Tamman, G., Ueber Osmose durch Niederschlagsmembranen. (*Ann. der Physik und Chemie*, Bd XXXIV, 1888, p. 290.)

145. — Bemerkungen zu den Versuchen von Nasse über die Erhaltung der Reizbarkeit von Froschmuskeln in Salzlösungen. (*Pflüger's Arch.*, Bd XLIX, 1891, p. 301.

146. Tautphöus, Biedermann's Centralblatt für Agriculturchemie, Bd II, 1876, p. 117.

147. True, R.-H., On the influence of sudden changes of turgor and of temperature on growth. (*Annals of Botany*, 1895, p. 365.)

148. Tswett, M., Études de physiologie cellulaire. (*Bull. du Laboratoire de bot. génér. de l'Université de Genève*, vol. I, 1896, p. 127.)

149. van 't Hoff, J.-H., Die Rolle des osmotischen Druckes in der Analogie zwischen Lösungen und Gasen. (*Zeitschr. f. physik. Chemie*, Bd I, 1887, p. 481.)

150. — Équilibre chimique à l'état gazeux ou dissous à l'état dilué. (*Arch. néerl.*, t. XX, 1886.)

151. — La force osmotique. Conférence faite à la Société chimique de Paris. (*Rev. scientif.*, 12 mai 1894.)

152. Verschaffelt, E., Over weerstandsvermogen van het protoplasma tegenover plasmolyseerende stoffen. (*Botanisch Jaarboek uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonæa, te Gent*, t. III, 1891.)

153. Volkens, G., Flora der Ægyptisch-Arabischen Wüste. Berlin, 1887.

154. Warburg, O., Ueber die Bedeutung der organischen Säuren für die Lebensprocesse der Pflanzen. (*Unters. a. d. Bot. Inst. Tüb.*, Bd II, 1886, p. 53.)

155. Warlich, Ueber Calciumoxalat in den Pflanzen. (Inaug. Dissert, Marburg, 1889.)

156. Wehmer, C., Ueber das Verhalten der Formose zu entstärkten Pflanzenzellen. (*Bot. Zeit.*, 1887, p. 713.)

157. — Die Oxalatabscheidung im Verlauf der Sprossentwickelung von Symphoricarpus racemosa. (*Ibid.*, 1891, p. 149.)

158. Wehmer, C., Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. (*Ibid.*, p. 233.)

159. Went, F., Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIX, p. 295.)

160 — Onderzoekingen omtrent de chemische physiologie van het suikerriet. (*Arch. voor de Java-suikerindustrie*, 1896, Afl. II.)

161. Westermaier, W., Zur Kenntniss der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, 1883, p. 371.)

162. — Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIV, 1883, p. 43.)

163. Wieler, A., Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums. (*Ibid.*, Bd XVIII, 1887, p. 70.)

164. — Plasmolytische Studien mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd V, 1887, p. 375.)

165. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. (*Denkschr. d. Mathem.-naturw. Cl. d. Kaiserl. Akad. Wien*, Theil II, 1880.)

166. Wilson, W., The cause of the excretion of water on the surface of nectaries. (*Unters. a. d. Bot. Inst. Tüb.*, Bd I, 1881, p. 1.)

167. Wladimiroff, Ueber das Verhalten beweglicher Bacterien in Lösungen von Neutralsalzen. (*Arch. für Hygien*, Bd X, 1891.)

168. Wortmann, J., Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. (*Bot. Zeit.*, 1889, nº 14.)

169. Wyplel, Ueber den Einfluss einiger Chloride, Fluoride und Bromide auf Algen. (Résumé in *Bull. Soc. belge microsc.*, 1894.)

170. Zimmermann, Ad., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen, 1892.

171. — Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd VIII, 1890, p. 95.)

172. Certes, A., Sur un procédé de coloration des Infusoires et des éléments anatomiques pendant la vie. (*Comptes rendus*, t. XCII, 1881, p. 424.)

173. Bokorny, Th., Welche Stoffe können, ausser der Kohlensäure, zur Stärkebildung in grünen Pflanzen dienen? (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, Bd XXXVI, 1889, p. 229.)

174 Everett, J.-D., Physikalische Einheiten und Constanten. Traduit de l'anglais par P. Chappuis et D. Kreichgauer, 1884.

175. Lœw et Bokorny, Chemisch-physiologische Studien über Algen. (*Journ. f. prakt. Chem.*, 1887, p. 288.)

176. Ranvier, L., Traité technique d'histologie.

177 Reychler, A., Du mécanisme de la pression osmotique. (*Rev. de l'Univers de Bruxelles,* t. I, 1896, p. 207.)

178. Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig, 1882.

179. Laurent, E , Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes, aux dépens de solutions organiques. (*Bull. de la Soc. roy. de bot. de Bruxelles,* t. XXVI, p. 243.)

180. Copeland, E.-B., Ueber den Einfluss von Licht und Temperatur auf den Turgor. (Inaug. Dissert. Halle, 1896.)

181. Pfeffer, W., Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. (*Abhandl. der mathem.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.,* Bd XX, 1893.)

PRÉFACE

Un organisme végétal peut vivre dans des milieux différemment concentrés. Cette faculté d'adaptation atteint peut-être son plus haut degré chez les moisissures.

Le *Penicillium glaucum* se développe dans de l'eau ne contenant que $^1/_{10}$ % de sucre et des traces des sels qui lui sont indispensables. D'autre part, des solutions salines et des sucs très concentrés sont souvent infestés par ce même Champignon.

L'*Aspergillus niger*, d'après Raulin (**129** (1), p. 277), végète dans une solution contenant 72.8 % de sucre et 0.08 % d'un mélange salin.

Eschenhagen (**40**, p. 10) détermina, pour la croissance de l'*Aspergillus niger*, du *Penicillium glaucum* et du *Botrytis cinerea*, les concentrations maxima suivantes :

	Glycose.	Glycérine.	$NaNO^3$.	NaCl.
Aspergillus	53 %	43 %	21 %	17 %
Penicillium	55	43	21	18
Botrytis	51	37	16	12

Ces concentrations peuvent être surpassées si l'on augmente graduellement la teneur en sel ou en substance organique du substratum. C'est ainsi que l'*Aspergillus* croît sur 46 % et même

---

(1) Les nombres en gros caractères renvoient aux numéros d'ordre que possèdent, dans la liste bibliographique qui figure au commencement, les travaux où les faits rapportés ont été publiés.

52 °/₀ de glycérine, après avoir été cultivé sur 35 °/₀. Réciproquement, ce Champignon, cultivé sur 40 °/₀ de glycérine, peut être transporté sur 20 °/₀ du même corps sans qu'il cesse de se développer. Un abaissement trop notable de la concentration occasionne l'éclatement des hyphes.

D'après Laurent (**88**, p. 78), si l'on cultive la Levure de bière dans des solutions de saccharose, de sucre interverti ou de glycose, c'est toujours dans les solutions 10-15 °/₀ qu'elle se développe le plus activement et que la fermentation est la plus énergique. Pourtant, la Levure s'habitue peu à peu à des concentrations plus fortes, même à celle de 50 °/₀, et se développe aussi dans des solutions faiblement sucrées, contenant jusque 25 °/₀ KNO^3.

Les Algues se distinguent aussi par un pouvoir d'adaptation très prononcé aux différentes concentrations de milieu. D'après Massart (**97**, p. 34), le *Spirillum Undula*, cultivé dans des solutions faibles de NaCl, subit une action tonotaxique positive de la part de solutions bien plus concentrées que celles qui repoussent activement l'individu ordinaire : tandis que ce dernier n'est manifestement attiré que par une solution de NaCl à 0.004 Pm °/₀ (¹), le *Spirillum*, cultivé dans du purin contenant 0.009 Pm °/₀ de ce sel, n'est même pas repoussé sensiblement par une solution de 0.020 Pm °/₀. On peut en conclure que l'organisme en question peut s'adapter à des liquides cinq fois plus concentrés que son milieu de culture ordinaire.

Stange (**137**, p. 256) a observé *Chlamydomonas maritima* et une Diatomée dans une solution dont la concentration s'était élevée, par évaporation, de 9.4 à 23 °/₀ NaCl, des *Pleurococcus* dans une solution de 12 °/₀ KNO^3.

Oltmanns (**108**, p. 202) a trouvé, dans la Baltique, des Algues d'eau douce, et notamment des Spirogyres, en un endroit où la concentration pouvait atteindre 1.5 °/₀ NaCl.

(¹) Pm signifie *poids moléculaire*. Une solution de NaCl à 0.004 Pm °/₀ contient pour cent les 0.004 du poids moléculaire de NaCl, exprimé en grammes, c'est-à-dire 0.004 × 58gr,5.

L'*Enteromorpha intestinalis*, quoique marin, peut, suivant Rabenhorst (Eschenhagen, p. 3), se rencontrer dans l'eau douce.

D'après Oltmanns (**108**, p. 194), on peut conserver longtemps *Fucus vesiculosus* et *Polysiphonia nigrescens* dans des vases contenant de l'eau de mer qui se concentre graduellement à l'air. Lorsque, au bout de quelques jours, l'eau de mer est renouvelée ou qu'on en ajoute une certaine quantité à celle, concentrée, que contiennent les vases, les cellules âgées lâchent leur contenu brun qui colore l'eau et la croissance n'est plus que de $0^{mm}1$ par jour, alors qu'auparavant elle atteignait $0^{mm}3$. De plus, dans ces conditions, le développement, chez *Polysiphonia*, peut devenir anormal; le thalle présente alors des excroissances en tout semblables à celles observées par Schwarz (**135**, p. 183) et par Wortmann (**168**, p. 279) sur les racines de Phanérogames, après une modification subie par la solution de culture dans sa teneur en sucre ou en sel.

Si de ces observations nous rapprochons celles de Noll (Eschenhagen, p. 4), se rapportant à des Siphonées marines qui éclatent dans l'eau douce, et celles d'Eschenhagen (**40**, p. 34), concernant la déchirure des hyphes de Champignons dans les cas rappelés plus haut, nous voyons que le développement normal, la vie même des végétaux exigent que la dilution du milieu ne dépasse pas certaines limites. Seulement, il ne s'agit ici que d'une dilution brusque. Si, en effet, dans l'expérience d'Oltmanns, citée il y a un instant, nous laissons arriver dans les vases l'eau à ajouter goutte par goutte, les Algues ne souffrent aucunement et leur croissance ne subit pas de retard.

Toutes les Algues ne possèdent pas au même degré la faculté d'adaptation aux milieux différemment concentrés. C'est ce qui explique, par exemple, que dans la mer Baltique où, par suite de la grande quantité d'eau douce qui s'y jette, la proportion de NaCl est si minime que la grenouille peut y déposer ses œufs et que la plupart des animaux marins n'y peuvent vivre, la flore est aussi beaucoup plus pauvre que dans la mer du Nord, où toutes les conditions de végétation sont identiques, sauf la concentration qui y est notablement plus forte. Les différentes Algues marines qu'on rencontre dans cette mer n'y sont pas même répandues uniformément ; le plus grand nombre d'espèces existent à l'ouest, où le degré de concentration est plus élevé qu'à l'est, et il en existe le moins au voisinage des embouchures des fleuves (Oltmanns).

Les végétaux supérieurs s'adaptent moins bien aux concentrations que les organismes dont il a été question jusqu'ici.

Des recherches dont il sera question plus tard, montrent que les milieux de culture pour Phanérogames ne peuvent contenir que 0.1 à 5 °/₀ de substances salines et que les milieux les plus favorables à la végétation sont ceux qui possèdent une concentration de quelques dixièmes pour cent.

Au même endroit où vivait *Spirogyra*, dans la Baltique, Oltmanns a toutefois découvert *Potamogeton pectinatus* et un *Myriophyllum*.

Knop (**75**) a obtenu *Phaseolus vulgaris* en cultures aqueuses contenant 1 à 5 grammes KNO^3 par litre, ainsi que dans une solution contenant par litre 1 gramme SO^4K^2 + 5 grammes K^3PhO^4 + 0.399 gramme de substances minérales insolubles. Dans le premier cas, la croissance continuait quand, par évaporation, la concentration atteignait 2.5 °/₀ KNO^3.

Les milieux trop concentrés retardent la croissance en longueur, et cela d'autant plus que la concentration s'élève davantage (Eschenhagen, p. 10 ; Stange, p. 349). Dans quelques cas, la croissance en épaisseur est fortement accélérée (Stange, p. 365).

Plusieurs observateurs ont constaté des rapports entre la concentration du milieu et les caractères morphologiques et anatomiques des végétaux.

Suivant Gruber (Eschenhagen, p. 4), certains Myxomycètes subissent des modifications dans la forme, d'autres dans la structure du plasmode, suivant les variations survenant dans la concentration du substratum.

Nobbe et Siegert (**107**) nous apprennent que l'Orge, cultivée dans une solution nutritive à $^1/_2$, 1 ou 2 °/₀₀, a ses racines couvertes de poils, alors que dans des cultures faites dans 10 °/₀₀, les poils radicaux sont rares ou complètement absents. Les limbes foliaires seraient d'autant moins développés que la concentration est plus forte.

Stange (**137**, p. 365) a obtenu des plantes avec feuilles réduites, en se servant de milieux de culture trop concentrés.

Il s'agit de ne pas confondre l'influence exercée sur la morphologie et l'anatomie par la concentration du milieu, d'une part, par sa composition qualitative, d'autre part. Les travaux de Lesage (**89**), Schimper (Stange, p. 344), Dassonville (**16**) et autres montrent, en effet, qu'il existe aussi une relation entre la forme ainsi que la structure d'un végétal et les propriétés chimiques du substratum.

Si l'on veut se rendre compte du mode d'adaptation des végétaux à des substratums différemment concentrés, il est nécessaire de s'enquérir des phénomènes que le changement de milieu amène dans la cellule. Des nombreuses observations faites dans cette voie, et dont il sera bientôt question, il résulte que la cellule répond à tout changement apporté dans la concentration du milieu, par une *réaction* qui occasionne, suivant les cas, une augmentation ou une diminution de la pression osmotique exercée par son suc.

Dans la suite, nous exposons les résultats d'expériences personnelles qui avaient pour but d'étudier :

1° Dans quel *rapport* la pression intracellulaire varie avec la concentration du milieu ;

2° Quels sont les phénomènes intimes qui président aux variations de cette pression.

Aussi le travail se divise-t-il en deux parties : *Grandeur de la réaction ; — Nature de la réaction.*

Les recherches dont nous allons rendre compte ont été faites à l'Institut botanique de l'Université de Bruxelles. M. le professeur Errera a bien voulu s'intéresser à nos travaux et nous aider de ses conseils. Nous lui adressons ici nos plus vifs remerciements.

PREMIÈRE PARTIE

GRANDEUR DE LA RÉACTION

INTRODUCTION

La cellule est le siège d'une pression qui s'exerce contre la membrane — la turgescence — et qui résulte de la pression osmotique exercée par le suc cellulaire et les substances dissoutes dans le protoplasme, ainsi que des forces d'imbibition de ce dernier.

En réalité, la pression résultant de ces facteurs ne s'exerce pas sur la membrane cellulaire dans sa totalité. Il faut tenir compte, en effet, d'une pression s'exerçant en sens inverse et qui a son origine dans la tension des membranes limitantes du protoplasme. Cette pression antagoniste, que Pfeffer (**124**, p. 295) appelle « pression centrale » (Centraldruck), peut s'exprimer, en chaque point (Tswett, **148**, p. 136), par une formule semblable à celle de Laplace :

$$p = cd\left(\frac{1}{R} + \frac{1}{R'}\right),$$

dans laquelle *c* est la constante de cohésion, *d* l'épaisseur de la membrane, R et R′ les rayons principaux de courbure.

Dans des cellules pas trop petites, la pression centrale n'atteint, suivant Pfeffer (**124**, p. 295), que $^1/_{10}$ à $^1/_3$ d'atmosphère. Chez le *Chondrioderma*, elle n'excéderait pas 0.1 à 0.2 d'atmosphère (**124**,

p. 298). Plus les protoplastes ou les vacuoles considérés sont de dimensions restreintes, moins la valeur de la pression centrale devient négligeable : elle atteint une atmosphère pour une vacuole sphérique d'un rayon de 2 μ (**124**, p. 298).

Un milieu d'une certaine concentration exerce une pression osmotique sur le protoplasme d'une cellule qui y séjourne et diminue d'autant la turgescence de celle-ci. La turgescence peut même devenir nulle ou négative si le milieu est suffisamment concentré. Nous assistons alors au phénomène de *plasmolyse.*

Lors de la plasmolyse, la contraction du protoplasme s'arrête du moment où le suc cellulaire est devenu *isotonique* avec la solution extérieure. Il s'ensuit que la solution qui occasionne la plus légère plasmolyse est, à très peu de chose près, isotonique avec le suc cellulaire de la cellule normale. Réellement, il existe, en faveur de ce dernier, une différence de pression qui est égale à la valeur de la pression centrale, mais qui, suivant Pfeffer (**124**, p. 296), est négligeable dans la pratique.

Nous voilà donc en mesure de déterminer la pression exercée par un suc cellulaire, la cellule étant supposée dans l'eau. C'est cette pression que nous appelons *pouvoir osmotique du suc cellulaire* ou, simplement, *pouvoir osmotique de la cellule.* Dans l'eau, la pression supportée par la membrane cellulaire peut, en effet, être considérée comme égale à celle exercée par le suc (Pfeffer, **124**, p. 296).

Les cellules peuvent être le siège de pressions considérables. Voici quelques exemples :

Hypoderme des feuilles de *Peperonia* .	3-4	atmosph.	(Westermaier, **161**, p. 382).
Pédonc. flor. de *Plantago amplexicaulis* .	6	—	(de Vries, **20**, p. 118; **28**, p. 529).
Bourrelet moteur de *Phaseolus vulgaris* .	7	—	(Pfeffer, **116**, p. 106).
Hyphes de *Phycomyces nitens*	7-8	—	(Laurent, **86**).
Jeunes baies de *Sorbus aucuparia* . . .	9	—	(de Vries, **28**, p. 556).
Pédoncule floral de *Fœniculum* . . .	9-12	—	(Ambronn, **1**, p. 531).
Moelle d'*Helianthus*.	13	—	(Müller: de Vries, **28**).

Bourrelet moteur de *Phaseolus vulgaris*	10-12	atmosph.	(Hilburg, **66**, p. 27).
Cambium de *Pinus silvestris*	13-16	—	(Wieler, **163**, p. 82).
Cambium de *Populus nigra*.	14-15	—	(Ibid.).
Rayons médullaires de *Picea excelsa* . .	13-15	—	(Ibid.).
Rayons médullaires de *Pinus silvestris* .	13-21	—	(Ibid.).
Rayons médullaires de *Pinus nigra* . .	16-21	—	(Ibid.).

D'après Krabbe (**80**, p. 67), le cambium continue à fonctionner sous une pression externe de 15 atmosphères.

Le pouvoir osmotique cellulaire n'a pas une valeur constante et plusieurs phénomènes doivent leur explication à des changements que subit la pression intracellulaire. Pfeffer (**116**, p. 105) a démontré expérimentalement que la tension, dans le bourrelet moteur de *Phaseolus vulgaris*, s'accroît, le soir, de 5 atmosphères dans la moitié supérieure de l'organe. Au moyen du dynamomètre, il a pu constater que la diminution de la turgescence, dans le bourrelet moteur de *Mimosa pudica*, lors de l'excitation de la feuille, atteint une valeur analogue. Le raccourcissement des étamines irritées des Cynarées serait accompagné, d'après le même auteur (**115**, p. 120), d'une diminution de pression telle qu'une force de 3 atmosphères serait nécessaire pour maintenir à ces organes leur longueur primitive.

Pour de Vries (**23**, p. 833), l'enroulement des vrilles aurait pour cause une augmentation de la turgescence dans les cellules de la partie convexe de l'organe, et le relèvement du blé versé (**24**, p. 492) serait dû à un phénomène analogue, localisé dans certaines cellules nodales. Ce botaniste admettant que la turgescence cellulaire est la cause mécanique de la croissance — théorie émise antérieurement par Sachs (**130**, p. 762) — et que la zone du maximum de croissance coïncide avec celle où la turgescence est la plus forte (**20**, p. 95), il en résulte logiquement pour lui, dans les cas considérés, un allongement plus intense des cellules dans la partie convexe de l'organe, d'où une croissance inégale occasionnant la courbure.

Wiesner (**165**) et Kohl (**76**, p. 53) sont aussi d'avis que les phénomènes d'irritabilité ont leur cause dans une variation du pouvoir osmotique cellulaire. Pour le dernier auteur, les phénomènes tropiques sont dus à une augmentation de pression se produisant dans la partie *concave* de l'organe, l'excès de turgescence forçant la cellule à se rapprocher de la forme sphérique, donc à se raccourcir.

L'ouverture et la fermeture des stomates sont des phénomènes occasionnés par l'augmentation et la diminution du pouvoir osmotique cellulaire sous diverses influences.

Le *Coprinus ephemerus*, tenu longtemps à l'obscurité, devient flasque, pour regagner bientôt, à la lumière, sa rigidité, sa turgescence (Pfeffer, **118**). La valeur du pouvoir osmotique de la cellule dépendrait donc ici de l'intensité des rayons lumineux.

Le pouvoir osmotique peut varier aussi dans les cellules plongées dans des solutions. La disparition de la plasmolyse, dans des cellules séjournant dans des milieux qui ont occasionné la contraction du protoplaste, le montre à l'évidence. Le retour du protoplaste à son volume primitif, dans des solutions plasmolysantes, ne peut s'expliquer, en effet, que par une augmentation de la pression interne. Le phénomène a été suivi sur les cellules végétales les plus diverses, dans des milieux très variés.

Massart (**97**, p. 35) a pu plasmolyser plusieurs fois de suite l'Infusoire flagellé *Polytoma Uvella*, en employant des solutions de plus en plus concentrées de substances très diverses, la plasmolyse finissant chaque fois par disparaître sous l'influence de l'accroissement de la pression intracellulaire. Il a aussi assisté à la disparition de la plasmolyse chez des kystes d'Infusoires ciliés. Ceux de *Colpoda Cucullus*, placés pendant vingt-deux heures dans 0.05 Pm KNO^3 °/₀, ne présentent plus, après ce laps de temps, aucun phénomène de plasmolyse (*Ibid.*, p. 37). Ils sont alors, suivant les données de Pfeffer (**124**, p. 341), le siège d'une pression interne de 17 atmosphères environ.

La pression intracellulaire peut, dans certains cas, acquérir des valeurs bien plus élevées. Eschenhagen (Pfeffer, **119**, I, p. 122), dans ses cultures de moisissures, en employant des concentrations suffisamment fortes, a pu faire atteindre, par la pression régnant dans les hyphes, une valeur égale à celle de la pression exercée par 38 °/₀ $NaNO^3$, laquelle est supérieure à 150 atmosphères. Laurent (**88**, p. 85) a cultivé des Levures dans une solution de glycose à 55 °/₀, dont la pression osmotique est d'au moins 70 atmosphères. Or, on doit admettre que les cellules contractent, dans cette solution, une pression au moins égale à celle du milieu.

Ce n'est pas seulement dans les solutions plasmolysantes que le pouvoir osmotique des cellules peut varier. Il est aussi susceptible de se modifier dans les solutions moins concentrées. Il est facile de s'en convaincre en recourant à la plasmolyse à différents moments du séjour des cellules dans les solutions. C'est que, en effet, la concentration de la solution capable de plasmolyser une cellule varie avec le pouvoir osmotique de cette dernière : suivant que ce pouvoir osmotique s'élève ou s'abaisse, la concentration de la solution isotonique avec le suc augmente ou diminue de même. On a fait de nombreuses expériences basées sur ce principe. Rappelons-en quelques-unes.

Famintzin (**42**, p. 783) a observé qu'en mettant pendant quelque temps un prothalle de Fougère dans sa solution nutritive à $^1/_2$ °/₀, les cellules ne sont pas plasmolysées par une solution à 5 °/₀, alors que normalement elles le sont par une concentration bien plus faible.

D'après Janse (**69**, p. 24), des filaments de *Spirogyra*, abandonnés pendant quinze jours dans 0.20 Pm. NaCl par litre, ont leurs cellules plasmolysées par 0.25 Pm. KNO^3, tandis qu'elles le sont déjà par 0.15 Pm. KNO^3 au sortir de leur milieu normal. Le même botaniste (**70**, p. 360) a constaté une augmentation du pouvoir osmotique dans les cellules de végétaux phanérogames, plongées dans des solutions de concentrations diverses. Pour les cellules de l'épiderme foliaire de *Tradescantia discolor*, par exemple, la solution de KNO^3 isotonique avec le suc cellulaire augmente, en concentration, de 0.02 Pm. par litre lorsqu'on les laisse, pendant quatre jours, dans 0.14 à 0.15 Pm. du même corps. Elle augmente de 0.03 Pm. pour les cellules de l'épiderme foliaire de *Curcuma rubricaulis*, placées dans le même milieu.

Wieler (**164**, p. 376), cultivant des plantules de *Phaseolus multiflorus* dans des solutions salines et sucrées, put se convaincre que le pouvoir osmotique des cellules s'élève dans la tige comme dans la racine. Pour des cultures faites dans 3 °/₀ de saccharose, la concentration de la solution plasmolysante s'accroît de 4 à 5 °/o ; pour d'autres, faites dans 7 °/o du même corps, de 6 à 7 °/o.

Jusqu'ici, nous n'avons constaté, dans les cellules séjournant dans les solutions, qu'une *augmentation* du pouvoir osmotique. Celui-ci peut aussi *diminuer*.

Hilburg (**66**, p. 32) a constaté une baisse dans la pression interne des cellules parenchymateuses du bourrelet moteur de *Phaseolus*, *Mimosa*, *Cytisus*, *Maranta*, *Phyllanthus*, portées dans l'eau ou dans les solutions très peu concentrées de KNO^3 ou de saccharose. La diminution dans la pression osmotique est d'autant plus marquée que le bourrelet moteur auquel les cellules sont empruntées, est plus excitable, et elle ne s'observe aucunement dans les cellules de l'hypocotyle ou du pétiole. L'auteur déduit de là que les variations en question sont spéciales aux cellules du bourrelet et qu'elles se produisent très probablement aussi à l'état normal.

A l'appui de cette opinion, rappelons les changements observés par Pfeffer dans la tension des bourrelets normaux de *Mimosa pudica*.

Les cellules de *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus* cultivés par Stange, ont normalement un pouvoir osmotique de 0.25 Pm. KNO^3 °/oo, aussi bien dans la tige que dans la racine. Ces plantes étant mises en culture dans l'eau distillée, le pouvoir osmotique cellulaire baisse, mais n'atteint pas une valeur inférieure à 0.15 Pm. KNO^3.

Que le pouvoir osmotique d'une cellule ne peut descendre au-dessous d'une certaine limite, c'est ce qui découle encore des expériences d'Eschenhagen, suivant lesquelles l'*Aspergillus niger* cultivé dans :

1 °/o de glycose + 1.6 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 8 à 9 °/o KNO^3.

0.5 °/o — + 0.8 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 8 °/o KNO^3.

0.1 °/o — + 0.16 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 7.5 °/o KNO^3.

0.05 °/o — + 0.08 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 7 °/o KNO^3.

Si, en effet, le pouvoir osmotique pouvait diminuer indéfiniment, avec des différences aussi notables dans la concentration du milieu, on devrait nécessairement constater des écarts plus considérables dans la concentration des solutions plasmolysantes.

Dans les cultures d'Eschenhagen, le pouvoir osmotique des Champignons s'élève, avec la concentration du milieu, jusqu'à un maximum, et le pouvoir osmotique cellulaire est partout supérieur à celui du milieu, de sorte qu'il existe, en faveur de la cellule, un « excès osmotique » (osmotischer Ueberschuss).

Un excès osmotique existe aussi dans les cellules des plantes cultivées par Stange. Dans les solutions de KNO^3, le pouvoir osmotique atteint son maximum (0.60 Pm. KNO^3 °/₀₀) dans la solution 0.20 Pm., de sorte que l'excès osmotique y est de 0.40 Pm. KNO^3, ce qui correspond à une pression de plus de 13 atmosphères, du moins pour les cellules directement en contact avec la solution, c'est-à-dire celles de la racine.

Étant donné donc que, dans certaines limites, une variation apportée dans la concentration du milieu amène une modification dans le pouvoir osmotique cellulaire et assure à la cellule un excès osmotique sur la solution ambiante, on peut se poser les questions suivantes :

Dans quel rapport le pouvoir osmotique varie-t-il d'après la concentration du milieu et quelle est, à ce point de vue, l'influence exercée par la nature des substances dissoutes ?

Que devient ce rapport lorsque la pression osmotique du milieu varie, soit à la suite d'un changement apporté à sa concentration, soit à la suite de modifications que subissent les conditions externes, notamment la température ?

Quelle est la signification de la variation du pouvoir osmotique de la cellule, quant à son adaptation au nouveau milieu ?

Telles sont les questions que nous avons tâché de résoudre par les recherches décrites dans cette première partie, laquelle est ainsi divisée :

Généralités sur la méthode d'expérimentation.

CHAPITRE PREMIER. — *Expériences avec des solutions à concentrations constantes.*

A. basées sur les coefficients électrolytiques.
B. basées sur les coefficients isotoniques.

CHAPITRE II. — *Expériences avec des solutions à concentrations variables :*

CHAPITRE III. — *Expériences avec des solutions portées à des températures différentes.*

CHAPITRE IV. — *Variation du pouvoir osmotique et adaptation.*

Chaque chapitre ou subdivision de chapitre comprend :

§ 1. — Méthode spéciale.
§ 2. — Exposé des résultats obtenus.

Généralités sur la méthode d'expérimentation.

Nos expériences portèrent sur des cellules épidermiques et sur des filaments de *Spirogyra* séjournant dans les solutions. Les cellules épidermiques se recommandent par l'uniformité de leur pouvoir osmotique normal sur un même organe ou une même partie d'organe, condition indispensable pour arriver à des résultats comparables. Les expériences ici décrites se rapportent aux cellules de l'épiderme inférieur de la feuille de *Tradescantia discolor* et, plus spécialement, à celles prises sur la nervure médiane, aux cellules de l'épiderme foliaire d'*Elodea canadensis*, de l'épiderme des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* et de l'épiderme du fruit de *Symphoricarpus racemosa*, enfin aux cellules de *Spirogyra*, qui offrent aussi beaucoup de constance dans leur pouvoir osmotique normal.

Entrèrent dans la composition des solutions : KNO^3, $NaNO^3$, KCl, NaCl, K^2SO^4, saccharose, glycose.

October 29, 1921.

Institut Botanique Leo Errera,
40 rue Botanique
Bruxelles, Belgium.

Dear Sirs:

While collating Tome 4, of the Recueil de l'Institut Botanique Leo Errera preparatory to binding I find that signature 28, pages 433-448 is duplicated, while signature 29, pages 449-464 is missing. Would it be possible for you to send us a copy of the missing signature, no. 29? We will gladly return signature 28 to you if you wish.

Thanking you in advance for your courtesy,

I am,

Very truly yours,

Librarian

Ge

Ch concentra-
tions

Ch centrations
varia

Ch
pérat

Ch pération.

Ch

Nos es et sur
des f ions. Les
cellul é de leur
pouv ne même
partic les résul-
tats c tent aux
cellul a disco-
lor et médiane,
aux de l'épi-
derm derme du
fruit irogyra,
qui of ir osmo-
tique

Ent NaNO³,
KCl,

141. STARLING and TUBBY, Absorption and secretion into serous cavities. (*Ibid*, 1894.)

142. STORP, Ueber den Einfluss von Chlornatrium auf die Keimung einheimischer Culturgewächse. Berlin, 1883.

143. SUTHERLAND, W., The causes of osmotic Pressure and of the simplicity of the Laws of dilute solutions. (*Philos. Mag.*, fifth series, nº 27, 1897, p. 493.)

144. TAMMAN, G., Ueber Osmose durch Niederschlagsmembranen. (*Ann. der Physik und Chemie*, Bd XXXIV, 1888, p. 290.)

145. — Bemerkungen zu den Versuchen von Nasse über die Erhaltung der Reizbarkeit von Froschmuskeln in Salzlösungen. (*Pflüger's Arch*, Bd XLIX, 1891, p. 301.

146. TAUTPHÖUS, Biedermann's Centralblatt für Agriculturchemie, Bd II, 1876, p. 117.

147. TRUE, R.-H, On the influence of sudden changes of turgor and of temperature on growth. (*Annals of Botany*, 1895, p. 365.)

148. TSWETT, M., Études de physiologie cellulaire. (*Bull. du Laboratoire de bot. génér. de l'Université de Genève*, vol. I, 1896, p. 127.)

149. VAN 'T HOFF, J.-H., Die Rolle des osmotischen Druckes in der Analogie zwischen Lösungen und Gasen. (*Zeitschr. f. physik. Chemie*, Bd I, 1887, p. 481.)

150. — Équilibre chimique à l'état gazeux ou dissous à l'état dilué. (*Arch. néerl.*, t. XX, 1886.)

151. — La force osmotique. Conférence faite à la Société chimique de Paris. (*Rev. scientif.*, 12 mai 1894.)

152. VERSCHAFFELT, E., Over weerstandsvermogen van het protoplasma tegenover plasmolyseerende stoffen. (*Botanisch Jaarboek uitgegeven door het Kruidkundig Genootschap Dodonæa, te Gent*, t. III, 1891.)

153. VOLKENS, G., Flora der Ægyptisch-Arabischen Wüste. Berlin, 1887.

154. WARBURG, O., Ueber die Bedeutung der organischen Säuren für die Lebensprocesse der Pflanzen. (*Unters. a. d. Bot. Inst. Tüb.*, Bd II, 1886, p. 53.)

155. WARLICH, Ueber Calciumoxalat in den Pflanzen. (Inaug. Dissert, Marburg, 1889.)

156. WEHMER, C., Ueber das Verhalten der Formose zu entstärkten Pflanzenzellen. (*Bot. Zeit.*, 1887, p. 713.)

157. — Die Oxalatabscheidung im Verlauf der Sprossentwickelung von Symphoricarpus racemosa. (*Ibid.*, 1891, p. 149.)

158. Wehmer, C., Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. (*Ibid.*, p. 233.)

159. Went, F., Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIX, p. 295.)

160. — Onderzoekingen omtrent de chemische physiologie van het suikerriet. (*Arch. voor de Java-suikerindustrie,* 1896, Afl. II.)

161. Westermaier, W., Zur Kenntniss der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, 1883, p. 371.)

162. — Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. (*Pringsheim's Jahrb.*, Bd XIV, 1883, p. 43.)

163. Wieler, A., Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums. (*Ibid.*, Bd XVIII, 1887, p. 70.)

164. — Plasmolytische Studien mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd V, 1887, p. 375.)

165. Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. (*Denkschr. d. Mathem.-naturw. Cl. d. Kaiserl. Akad. Wien,* Theil II, 1880.)

166. Wilson, W., The cause of the excretion of water on the surface of nectaries. (*Unters. a. d. Bot. Inst. Tüb.*, Bd I, 1881, p. 1.)

167. Wladimiroff, Ueber das Verhalten beweglicher Bacterien in Lösungen von Neutralsalzen. (*Arch. für Hygien,* Bd X, 1891.)

168. Wortmann, J., Beiträge zur Physiologie des Wachsthums. (*Bot. Zeit.*, 1889, nº 14.)

169. Wyplel, Ueber den Einfluss einiger Chloride, Fluoride und Bromide auf Algen. (Résumé in *Bull. Soc. belge microsc.*, 1894.)

170. Zimmermann, Ad., Die botanische Mikrotechnik. Tübingen, 1892.

171. — Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern. (*Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch.*, Bd VIII, 1890, p. 95.)

172. Certes, A., Sur un procédé de coloration des Infusoires et des éléments anatomiques pendant la vie. (*Comptes rendus,* t. XCII, 1881, p. 424.)

173. Bokorny, Th., Welche Stoffe können, ausser der Kohlensäure, zur Stärkebildung in grünen Pflanzen dienen? (*Landwirthschaftl. Versuchsst.*, Bd XXXVI, 1889, p. 229.)

174 Everett, J.-D., Physikalische Einheiten und Constanten. Traduit de l'anglais par P. Chappuis et D. Kreichgauer, 1884.

175. Lœw et Bokorny, Chemisch-physiologische Studien über Algen. (*Journ. f. prakt. Chem.*, 1887, p. 288.)

176. RANVIER, L., Traité technique d'histologie.

177 REYCHLER, A., Du mécanisme de la pression osmotique. (*Rev. de l'Univers de Bruxelles,* t. I, 1896, p. 207.)

178. SACHS, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig, 1882.

179. LAURENT, E , Recherches expérimentales sur la formation d'amidon dans les plantes, aux dépens de solutions organiques. (*Bull. de la Soc. roy. de bot. de Bruxelles,* t. XXVI, p. 243.)

180. COPELAND, E.-B., Ueber den Einfluss von Licht und Temperatur auf den Turgor. (Inaug. Dissert. Halle, 1896.)

181. PFEFFER, W., Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. (*Abhandl. der mathem.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss.,* Bd XX, 1893.)

PRÉFACE

Un organisme végétal peut vivre dans des milieux différemment concentrés. Cette faculté d'adaptation atteint peut-être son plus haut degré chez les moisissures.

Le *Penicillium glaucum* se développe dans de l'eau ne contenant que $^{1}/_{10}$ % de sucre et des traces des sels qui lui sont indispensables. D'autre part, des solutions salines et des sucs très concentrés sont souvent infestés par ce même Champignon.

L'*Aspergillus niger*, d'après Raulin (**129** (1), p. 277), végète dans une solution contenant 72.8 % de sucre et 0.08 % d'un mélange salin.

Eschenhagen (**40**, p. 10) détermina, pour la croissance de l'*Aspergillus niger*, du *Penicillium glaucum* et du *Botrytis cinerea*, les concentrations maxima suivantes :

	Glycose.	Glycérine.	$NaNO^3$.	NaCl.
Aspergillus	53 %	43 %	21 %	17 %
Penicillium	55	43	21	18
Botrytis	51	37	16	12

Ces concentrations peuvent être surpassées si l'on augmente graduellement la teneur en sel ou en substance organique du substratum. C'est ainsi que l'*Aspergillus* croît sur 46 % et même

---

(1) Les nombres en gros caractères renvoient aux numéros d'ordre que possèdent, dans la liste bibliographique qui figure au commencement, les travaux où les faits rapportés ont été publiés.

52 °/₀ de glycérine, après avoir été cultivé sur 35 °/₀. Réciproquement, ce Champignon, cultivé sur 40 °/₀ de glycérine, peut être transporté sur 20 °/₀ du même corps sans qu'il cesse de se développer. Un abaissement trop notable de la concentration occasionne l'éclatement des hyphes.

D'après Laurent (**88**, p. 78), si l'on cultive la Levure de bière dans des solutions de saccharose, de sucre interverti ou de glycose, c'est toujours dans les solutions 10-15 °/₀ qu'elle se développe le plus activement et que la fermentation est la plus énergique. Pourtant, la Levure s'habitue peu à peu à des concentrations plus fortes, même à celle de 50 °/₀, et se développe aussi dans des solutions faiblement sucrées, contenant jusque 25 °/₀ KNO^3.

Les Algues se distinguent aussi par un pouvoir d'adaptation très prononcé aux différentes concentrations de milieu. D'après Massart (**97**, p. 34), le *Spirillum Undula*, cultivé dans des solutions faibles de NaCl, subit une action tonotaxique positive de la part de solutions bien plus concentrées que celles qui repoussent activement l'individu ordinaire : tandis que ce dernier n'est manifestement attiré que par une solution de NaCl à 0.004 Pm °/₀ (¹), le *Spirillum*, cultivé dans du purin contenant 0.009 Pm °/₀ de ce sel, n'est même pas repoussé sensiblement par une solution de 0.020 Pm °/₀. On peut en conclure que l'organisme en question peut s'adapter à des liquides cinq fois plus concentrés que son milieu de culture ordinaire.

Stange (**137**, p. 256) a observé *Chlamydomonas maritima* et une Diatomée dans une solution dont la concentration s'était élevée, par évaporation, de 9.4 à 23 °/₀ NaCl, des *Pleurococcus* dans une solution de 12 °/₀ KNO^3.

Oltmanns (**108**, p. 202) a trouvé, dans la Baltique, des Algues d'eau douce, et notamment des Spirogyres, en un endroit où la concentration pouvait atteindre 1.5 °/₀ NaCl.

(¹) Pm signifie *poids moléculaire*. Une solution de NaCl à 0.004 Pm °/₀ contient pour cent les 0.004 du poids moléculaire de NaCl, exprimé en grammes, c'est-à-dire 0.004 × 58^{gr},5.

L'*Enteromorpha intestinalis*, quoique marin, peut, suivant Rabenhorst (Eschenhagen, p. 3), se rencontrer dans l'eau douce.

D'après Oltmanns (**108**, p. 194), on peut conserver longtemps *Fucus vesiculosus* et *Polysiphonia nigrescens* dans des vases contenant de l'eau de mer qui se concentre graduellement à l'air. Lorsque, au bout de quelques jours, l'eau de mer est renouvelée ou qu'on en ajoute une certaine quantité à celle, concentrée, que contiennent les vases, les cellules âgées lâchent leur contenu brun qui colore l'eau et la croissance n'est plus que de $0^{mm}1$ par jour, alors qu'auparavant elle atteignait $0^{mm}3$. De plus, dans ces conditions, le développement, chez *Polysiphonia*, peut devenir anormal; le thalle présente alors des excroissances en tout semblables à celles observées par Schwarz (**135**, p. 183) et par Wortmann (**168**, p. 279) sur les racines de Phanérogames, après une modification subie par la solution de culture dans sa teneur en sucre ou en sel.

Si de ces observations nous rapprochons celles de Noll (Eschenhagen, p. 4), se rapportant à des Siphonées marines qui éclatent dans l'eau douce, et celles d'Eschenhagen (**40**, p. 34), concernant la déchirure des hyphes de Champignons dans les cas rappelés plus haut, nous voyons que le développement normal, la vie même des végétaux exigent que la dilution du milieu ne dépasse pas certaines limites. Seulement, il ne s'agit ici que d'une dilution brusque. Si, en effet, dans l'expérience d'Oltmanns, citée il y a un instant, nous laissons arriver dans les vases l'eau à ajouter goutte par goutte, les Algues ne souffrent aucunement et leur croissance ne subit pas de retard.

Toutes les Algues ne possèdent pas au même degré la faculté d'adaptation aux milieux différemment concentrés. C'est ce qui explique, par exemple, que dans la mer Baltique où, par suite de la grande quantité d'eau douce qui s'y jette, la proportion de NaCl est si minime que la grenouille peut y déposer ses œufs et que la plupart des animaux marins n'y peuvent vivre, la flore est aussi beaucoup plus pauvre que dans la mer du Nord, où toutes les conditions de végétation sont identiques, sauf la concentration qui y est notablement plus forte. Les différentes Algues marines qu'on rencontre dans cette mer n'y sont pas même répandues uniformément ; le plus grand nombre d'espèces existent à l'ouest, où le degré de concentration est plus élevé qu'à l'est, et il en existe le moins au voisinage des embouchures des fleuves (Oltmanns).

Les végétaux supérieurs s'adaptent moins bien aux concentrations que les organismes dont il a été question jusqu'ici.

Des recherches dont il sera question plus tard, montrent que les milieux de culture pour Phanérogames ne peuvent contenir que 0.1 à 5 °/₀ de substances salines et que les milieux les plus favorables à la végétation sont ceux qui possèdent une concentration de quelques dixièmes pour cent.

Au même endroit où vivait *Spirogyra*, dans la Baltique, Oltmanns a toutefois découvert *Potamogeton pectinatus* et un *Myriophyllum*.

Knop (**75**) a obtenu *Phaseolus vulgaris* en cultures aqueuses contenant 1 à 5 grammes KNO^3 par litre, ainsi que dans une solution contenant par litre 1 gramme SO^4K^2 + 5 grammes K^3PhO^4 + 0.399 gramme de substances minérales insolubles. Dans le premier cas, la croissance continuait quand, par évaporation, la concentration atteignait 2.5 °/₀ KNO^3.

Les milieux trop concentrés retardent la croissance en longueur, et cela d'autant plus que la concentration s'élève davantage (Eschenhagen, p. 10 ; Stange, p. 349). Dans quelques cas, la croissance en épaisseur est fortement accélérée (Stange, p. 365).

Plusieurs observateurs ont constaté des rapports entre la concentration du milieu et les caractères morphologiques et anatomiques des végétaux.

Suivant Gruber (Eschenhagen, p. 4), certains Myxomycètes subissent des modifications dans la forme, d'autres dans la structure du plasmode, suivant les variations survenant dans la concentration du substratum.

Nobbe et Siegert (**107**) nous apprennent que l'Orge, cultivée dans une solution nutritive à $^1/_2$, 1 ou 2 °/₀₀, a ses racines couvertes de poils, alors que dans des cultures faites dans 10 °/₀₀, les poils radicaux sont rares ou complètement absents. Les limbes foliaires seraient d'autant moins développés que la concentration est plus forte.

Stange (**137**, p. 365) a obtenu des plantes avec feuilles réduites, en se servant de milieux de culture trop concentrés.

Il s'agit de ne pas confondre l'influence exercée sur la morphologie et l'anatomie par la concentration du milieu, d'une part, par sa composition qualitative, d'autre part. Les travaux de Lesage (**89**), Schimper (Stange, p. 344), Dassonville (**16**) et autres montrent, en effet, qu'il existe aussi une relation entre la forme ainsi que la structure d'un végétal et les propriétés chimiques du substratum.

Si l'on veut se rendre compte du mode d'adaptation des végétaux à des substratums différemment concentrés, il est nécessaire de s'enquérir des phénomènes que le changement de milieu amène dans la cellule. Des nombreuses observations faites dans cette voie, et dont il sera bientôt question, il résulte que la cellule répond à tout changement apporté dans la concentration du milieu, par une *réaction* qui occasionne, suivant les cas, une augmentation ou une diminution de la pression osmotique exercée par son suc.

Dans la suite, nous exposons les résultats d'expériences personnelles qui avaient pour but d'étudier :

1° Dans quel *rapport* la pression intracellulaire varie avec la concentration du milieu ;

2° Quels sont les phénomènes intimes qui président aux variations de cette pression.

Aussi le travail se divise-t-il en deux parties : *Grandeur de la réaction ; — Nature de la réaction.*

Les recherches dont nous allons rendre compte ont été faites à l'Institut botanique de l'Université de Bruxelles. M. le professeur Errera a bien voulu s'intéresser à nos travaux et nous aider de ses conseils. Nous lui adressons ici nos plus vifs remerciements.

PREMIÈRE PARTIE

GRANDEUR DE LA RÉACTION

INTRODUCTION

La cellule est le siège d'une pression qui s'exerce contre la membrane — la turgescence — et qui résulte de la pression osmotique exercée par le suc cellulaire et les substances dissoutes dans le protoplasme, ainsi que des forces d'imbibition de ce dernier.

En réalité, la pression résultant de ces facteurs ne s'exerce pas sur la membrane cellulaire dans sa totalité. Il faut tenir compte, en effet, d'une pression s'exerçant en sens inverse et qui a son origine dans la tension des membranes limitantes du protoplasme. Cette pression antagoniste, que Pfeffer (**124**, p. 295) appelle « pression centrale » (Centraldruck), peut s'exprimer, en chaque point (Tswett, **148**, p. 136), par une formule semblable à celle de Laplace :

$$p = cd\left(\frac{1}{R} + \frac{1}{R'}\right),$$

dans laquelle c est la constante de cohésion, d l'épaisseur de la membrane, R et R′ les rayons principaux de courbure.

Dans des cellules pas trop petites, la pression centrale n'atteint, suivant Pfeffer (**124**, p. 295), que $^1/_{10}$ à $^1/_3$ d'atmosphère. Chez le *Chondrioderma*, elle n'excéderait pas 0.1 à 0.2 d'atmosphère (**124**,

p. 298). Plus les protoplastes ou les vacuoles considérés sont de dimensions restreintes, moins la valeur de la pression centrale devient négligeable : elle atteint une atmosphère pour une vacuole sphérique d'un rayon de 2 μ (**124**, p. 298).

Un milieu d'une certaine concentration exerce une pression osmotique sur le protoplasme d'une cellule qui y séjourne et diminue d'autant la turgescence de celle-ci. La turgescence peut même devenir nulle ou négative si le milieu est suffisamment concentré. Nous assistons alors au phénomène de *plasmolyse.*

Lors de la plasmolyse, la contraction du protoplasme s'arrête du moment où le suc cellulaire est devenu *isotonique* avec la solution extérieure. Il s'ensuit que la solution qui occasionne la plus légère plasmolyse est, à très peu de chose près, isotonique avec le suc cellulaire de la cellule normale. Réellement, il existe, en faveur de ce dernier, une différence de pression qui est égale à la valeur de la pression centrale, mais qui, suivant Pfeffer (**124**, p. 296), est négligeable dans la pratique.

Nous voilà donc en mesure de déterminer la pression exercée par un suc cellulaire, la cellule étant supposée dans l'eau. C'est cette pression que nous appelons *pouvoir osmotique du suc cellulaire* ou, simplement, *pouvoir osmotique de la cellule.* Dans l'eau, la pression supportée par la membrane cellulaire peut, en effet, être considérée comme égale à celle exercée par le suc (Pfeffer, **124**, p. 296).

Les cellules peuvent être le siège de pressions considérables. Voici quelques exemples :

Hypoderme des feuilles de *Peperonia* .	3-4	atmosph.	(Westermaier, **161**, p. 382).
Pédonc. flor. de *Plantago amplexicaulis* .	6	—	(de Vries, **20**, p. 118; **28**, p. 529).
Bourrelet moteur de *Phaseolus vulgaris* .	7	—	(Pfeffer, **116**, p. 106).
Hyphes de *Phycomyces nitens*	7-8	—	(Laurent, **86**).
Jeunes baies de *Sorbus aucuparia* . . .	9	—	(de Vries, **28**, p. 556).
Pédoncule floral de *Fœniculum* . . .	9-12	—	(Ambronn, **1**, p. 531).
Moelle d'*Helianthus*.	13	—	(Müller: de Vries, **28**).

Bourrelet moteur de *Phaseolus vulgaris*	10-12	atmosph.	(Hilburg, **66**, p. 27).
Cambium de *Pinus silvestris*	13-16	—	(Wieler, **163**, p. 82).
Cambium de *Populus nigra*.	14-15	—	(Ibid.).
Rayons médullaires de *Picea excelsa* . .	13-15	—	(Ibid.).
Rayons médullaires de *Pinus silvestris* .	13-21	—	(Ibid.).
Rayons médullaires de *Pinus nigra* . .	16-21	—	(Ibid.).

D'après Krabbe (**80**, p. 67), le cambium continue à fonctionner sous une pression externe de 15 atmosphères.

Le pouvoir osmotique cellulaire n'a pas une valeur constante et plusieurs phénomènes doivent leur explication à des changements que subit la pression intracellulaire. Pfeffer (**116**, p. 105) a démontré expérimentalement que la tension, dans le bourrelet moteur de *Phaseolus vulgaris*, s'accroît, le soir, de 5 atmosphères dans la moitié supérieure de l'organe. Au moyen du dynamomètre, il a pu constater que la diminution de la turgescence, dans le bourrelet moteur de *Mimosa pudica*, lors de l'excitation de la feuille, atteint une valeur analogue. Le raccourcissement des étamines irritées des Cynarées serait accompagné, d'après le même auteur (**115**, p. 120), d'une diminution de pression telle qu'une force de 3 atmosphères serait nécessaire pour maintenir à ces organes leur longueur primitive.

Pour de Vries (**23**, p. 833), l'enroulement des vrilles aurait pour cause une augmentation de la turgescence dans les cellules de la partie convexe de l'organe, et le relèvement du blé versé (**24**, p. 492) serait dû à un phénomène analogue, localisé dans certaines cellules nodales. Ce botaniste admettant que la turgescence cellulaire est la cause mécanique de la croissance — théorie émise antérieurement par Sachs (**130**, p. 762) — et que la zone du maximum de croissance coïncide avec celle où la turgescence est la plus forte (**20**, p. 95), il en résulte logiquement pour lui, dans les cas considérés, un allongement plus intense des cellules dans la partie convexe de l'organe, d'où une croissance inégale occasionnant la courbure.

Wiesner (**165**) et Kohl (**76**, p. 53) sont aussi d'avis que les phénomènes d'irritabilité ont leur cause dans une variation du pouvoir osmotique cellulaire. Pour le dernier auteur, les phénomènes tropiques sont dus à une augmentation de pression se produisant dans la partie *concave* de l'organe, l'excès de turgescence forçant la cellule à se rapprocher de la forme sphérique, donc à se raccourcir.

L'ouverture et la fermeture des stomates sont des phénomènes occasionnés par l'augmentation et la diminution du pouvoir osmotique cellulaire sous diverses influences.

Le *Coprinus ephemerus*, tenu longtemps à l'obscurité, devient flasque, pour regagner bientôt, à la lumière, sa rigidité, sa turgescence (Pfeffer, **118**). La valeur du pouvoir osmotique de la cellule dépendrait donc ici de l'intensité des rayons lumineux.

Le pouvoir osmotique peut varier aussi dans les cellules plongées dans des solutions. La disparition de la plasmolyse, dans des cellules séjournant dans des milieux qui ont occasionné la contraction du protoplaste, le montre à l'évidence. Le retour du protoplaste à son volume primitif, dans des solutions plasmolysantes, ne peut s'expliquer, en effet, que par une augmentation de la pression interne. Le phénomène a été suivi sur les cellules végétales les plus diverses, dans des milieux très variés.

Massart (**97**, p. 35) a pu plasmolyser plusieurs fois de suite l'Infusoire flagellé *Polytoma Uvella*, en employant des solutions de plus en plus concentrées de substances très diverses, la plasmolyse finissant chaque fois par disparaître sous l'influence de l'accroissement de la pression intracellulaire. Il a aussi assisté à la disparition de la plasmolyse chez des kystes d'Infusoires ciliés. Ceux de *Colpoda Cucullus*, placés pendant vingt-deux heures dans 0.05 Pm KNO^3 °/₀, ne présentent plus, après ce laps de temps, aucun phénomène de plasmolyse (*Ibid.*, p. 37). Ils sont alors, suivant les données de Pfeffer (**124**, p. 341), le siège d'une pression interne de 17 atmosphères environ.

La pression intracellulaire peut, dans certains cas, acquérir des valeurs bien plus élevées. Eschenhagen (Pfeffer, **119**, I, p. 122), dans ses cultures de moisissures, en employant des concentrations suffisamment fortes, a pu faire atteindre, par la pression régnant dans les hyphes, une valeur égale à celle de la pression exercée par 38 °/₀ $NaNO^3$, laquelle est supérieure à 150 atmosphères. Laurent (**88**, p. 85) a cultivé des Levures dans une solution de glycose à 55 °/₀, dont la pression osmotique est d'au moins 70 atmosphères. Or, on doit admettre que les cellules contractent, dans cette solution, une pression au moins égale à celle du milieu.

Ce n'est pas seulement dans les solutions plasmolysantes que le pouvoir osmotique des cellules peut varier. Il est aussi susceptible de se modifier dans les solutions moins concentrées. Il est facile de s'en convaincre en recourant à la plasmolyse à différents moments du séjour des cellules dans les solutions. C'est que, en effet, la concentration de la solution capable de plasmolyser une cellule varie avec le pouvoir osmotique de cette dernière : suivant que ce pouvoir osmotique s'élève ou s'abaisse, la concentration de la solution isotonique avec le suc augmente ou diminue de même. On a fait de nombreuses expériences basées sur ce principe. Rappelons-en quelques-unes.

Famintzin (**42**, p. 783) a observé qu'en mettant pendant quelque temps un prothalle de Fougère dans sa solution nutritive à ½ °/₀, les cellules ne sont pas plasmolysées par une solution à 5 °/₀, alors que normalement elles le sont par une concentration bien plus faible.

D'après Janse (**69**, p. 24), des filaments de *Spirogyra*, abandonnés pendant quinze jours dans 0.20 Pm. NaCl par litre, ont leurs cellules plasmolysées par 0.25 Pm. KNO^3, tandis qu'elles le sont déjà par 0.15 Pm. KNO^3 au sortir de leur milieu normal. Le même botaniste (**70**, p. 360) a constaté une augmentation du pouvoir osmotique dans les cellules de végétaux phanérogames, plongées dans des solutions de concentrations diverses. Pour les cellules de l'épiderme foliaire de *Tradescantia discolor*, par exemple, la solution de KNO^3 isotonique avec le suc cellulaire augmente, en concentration, de 0.02 Pm. par litre lorsqu'on les laisse, pendant quatre jours, dans 0.14 à 0.15 Pm. du même corps. Elle augmente de 0.03 Pm. pour les cellules de l'épiderme foliaire de *Curcuma rubricaulis*, placées dans le même milieu.

Wieler (**164**, p. 376), cultivant des plantules de *Phaseolus multiflorus* dans des solutions salines et sucrées, put se convaincre que le pouvoir osmotique des cellules s'élève dans la tige comme dans la racine. Pour des cultures faites dans 3 °/₀ de saccharose, la concentration de la solution plasmolysante s'accroît de 4 à 5 °/o ; pour d'autres, faites dans 7 °/o du même corps, de 6 à 7 °/o.

Jusqu'ici, nous n'avons constaté, dans les cellules séjournant dans les solutions, qu'une *augmentation* du pouvoir osmotique. Celui-ci peut aussi *diminuer*.

Hilburg (**66**, p. 32) a constaté une baisse dans la pression interne des cellules parenchymateuses du bourrelet moteur de *Phaseolus*, *Mimosa*, *Cytisus*, *Maranta*, *Phyllanthus*, portées dans l'eau ou dans les solutions très peu concentrées de KNO^3 ou de saccharose. La diminution dans la pression osmotique est d'autant plus marquée que le bourrelet moteur auquel les cellules sont empruntées, est plus excitable, et elle ne s'observe aucunement dans les cellules de l'hypocotyle ou du pétiole. L'auteur déduit de là que les variations en question sont spéciales aux cellules du bourrelet et qu'elles se produisent très probablement aussi à l'état normal.

A l'appui de cette opinion, rappelons les changements observés par Pfeffer dans la tension des bourrelets normaux de *Mimosa pudica*.

Les cellules de *Phaseolus vulgaris*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus* cultivés par Stange, ont normalement un pouvoir osmotique de 0.25 Pm. KNO^3 °/oo, aussi bien dans la tige que dans la racine. Ces plantes étant mises en culture dans l'eau distillée, le pouvoir osmotique cellulaire baisse, mais n'atteint pas une valeur inférieure à 0.15 Pm. KNO^3.

Que le pouvoir osmotique d'une cellule ne peut descendre au-dessous d'une certaine limite, c'est ce qui découle encore des expériences d'Eschenhagen, suivant lesquelles l'*Aspergillus niger* cultivé dans :

1 °/o de glycose + 1.6 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 8 à 9 °/o KNO^3.
0.5 °/o — + 0.8 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 8 °/o KNO^3.
0.1 °/o — + 0.16 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 7.5 °/o KNO^3.
0.05 °/o — + 0.08 °/o d'un mélange salin nutritif, est plasmolysé par 7 °/o KNO^3.

Si, en effet, le pouvoir osmotique pouvait diminuer indéfiniment, avec des différences aussi notables dans la concentration du milieu, on devrait nécessairement constater des écarts plus considérables dans la concentration des solutions plasmolysantes.

Dans les cultures d'Eschenhagen, le pouvoir osmotique des Champignons s'élève, avec la concentration du milieu, jusqu'à un maximum, et le pouvoir osmotique cellulaire est partout supérieur à celui du milieu, de sorte qu'il existe, en faveur de la cellule, un « excès osmotique » (osmotischer Ueberschuss).

Un excès osmotique existe aussi dans les cellules des plantes cultivées par Stange. Dans les solutions de KNO^3, le pouvoir osmotique atteint son maximum (0.60 Pm. KNO^3 °/₀₀) dans la solution 0.20 Pm., de sorte que l'excès osmotique y est de 0.40 Pm. KNO^3, ce qui correspond à une pression de plus de 13 atmosphères, du moins pour les cellules directement en contact avec la solution, c'est-à-dire celles de la racine.

Étant donné donc que, dans certaines limites, une variation apportée dans la concentration du milieu amène une modification dans le pouvoir osmotique cellulaire et assure à la cellule un excès osmotique sur la solution ambiante, on peut se poser les questions suivantes :

Dans quel rapport le pouvoir osmotique varie-t-il d'après la concentration du milieu et quelle est, à ce point de vue, l'influence exercée par la nature des substances dissoutes ?

Que devient ce rapport lorsque la pression osmotique du milieu varie, soit à la suite d'un changement apporté à sa concentration, soit à la suite de modifications que subissent les conditions externes, notamment la température ?

Quelle est la signification de la variation du pouvoir osmotique de la cellule, quant à son adaptation au nouveau milieu ?

Telles sont les questions que nous avons tâché de résoudre par les recherches décrites dans cette première partie, laquelle est ainsi divisée :

Généralités sur la méthode d'expérimentation.

CHAPITRE PREMIER. — *Expériences avec des solutions à concentrations constantes.*

A. basées sur les coefficients électrolytiques.
B. basées sur les coefficients isotoniques.

CHAPITRE II. — *Expériences avec des solutions à concentrations variables :*

CHAPITRE III. — *Expériences avec des solutions portées à des températures différentes.*

CHAPITRE IV. — *Variation du pouvoir osmotique et adaptation.*

Chaque chapitre ou subdivision de chapitre comprend :

§ 1. — Méthode spéciale.
§ 2. — Exposé des résultats obtenus.

Généralités sur la méthode d'expérimentation.

Nos expériences portèrent sur des cellules épidermiques et sur des filaments de *Spirogyra* séjournant dans les solutions. Les cellules épidermiques se recommandent par l'uniformité de leur pouvoir osmotique normal sur un même organe ou une même partie d'organe, condition indispensable pour arriver à des résultats comparables. Les expériences ici décrites se rapportent aux cellules de l'épiderme inférieur de la feuille de *Tradescantia discolor* et, plus spécialement, à celles prises sur la nervure médiane, aux cellules de l'épiderme foliaire d'*Elodea canadensis*, de l'épiderme des écailles du bulbe d'*Allium Cepa* et de l'épiderme du fruit de *Symphoricarpus racemosa*, enfin aux cellules de *Spirogyra*, qui offrent aussi beaucoup de constance dans leur pouvoir osmotique normal.

Entrèrent dans la composition des solutions : KNO^3, $NaNO^3$, KCl, $NaCl$, K^2SO^4, saccharose, glycose.

Les solutions avaient une température de 18° à 19° C.

Afin d'empêcher l'évaporation de l'eau et, par suite, la concentration des solutions, nous recourions à l'emploi de godets à rebords et couvercles rodés à l'émeri, le couvercle portant de plus, à l'intérieur, un morceau de papier à filtrer imbibé de la même solution que celle que contenait le godet. Chaque solution était employée en assez grande quantité pour empêcher, autant que possible, la modification de la concentration par suite des échanges s'effectuant entre elle et le suc cellulaire. Pour la même raison, le nombre des coupes mises dans les différents milieux était toujours aussi limité que le permettaient les besoins de l'expérience. Les solutions étaient renouvelées en temps utile, les sucrées plus souvent que les salines.

Les prescriptions de de Vries (**29**), relatives aux expériences de plasmolyse, furent observées en tous points : les substances employées étaient chimiquement pures (¹), leurs solutions neutres ; les coupes ne servaient qu'aussi longtemps que les cellules étaient parfaitement saines, et elles étaient rejetées dès que ces dernières commençaient à se décolorer ou que le protoplasme commençait à fixer l'éosine.

Pour la détermination du pouvoir osmotique des cellules, nous nous servions de la méthode plasmolytique : nous considérions comme isotonique avec le suc cellulaire la solution provoquant dans la cellule un début de plasmolyse. Le $NaNO^3$ seul était employé dans ce but.

(¹) Nous fabriquions nous-même la glycose. Nous l'obtenions pure et anhydre en suivant la méthode indiquée par Fischer (**46**) : traiter 1.5 litre d'alcool à 90 °/₀ par 60 centimètres cubes d'acide chlorhydrique d'un poids spécifique de 1.19; chauffer à 45-50° au bain-marie; dissoudre, en maintenant à cette température, 500 grammes de saccharose de la meilleure qualité, et bien pulvérisée; agiter jusqu'à dissolution complète; filtrer; laisser refroidir la solution; y mettre 0gr5 de glycose anhydre; laisser le récipient, pendant plusieurs jours, à la température de la chambre et agiter souvent la solution : la glycose anhydre se précipite lentement; filtrer; purifier à l'eau chaude, à laquelle on ajoute de l'alcool jusqu'à ce que la solution se trouble; laisser refroidir, tout en remuant souvent; la cristallisation s'opère.

Afin d'arriver à des résultats comparables et aussi pour mieux dégager les effets produits par la concentration de ceux dus aux propriétés chimiques des corps dissous, il était indispensable d'opérer avec des solutions isotoniques des diverses substances.

Deux méthodes se trouvaient en présence : celle, communément employée, basée sur les coefficients isotoniques, constants pour toutes les solutions d'un même corps, et celle qui s'appuie sur les coefficients de dissociation électrolytique, variables avec la concentration. Nous avons employé l'une et l'autre méthode, et bien que les expériences faites d'après la première aient précédé les autres, c'est par celles-ci que nous commencerons l'exposé.

CHAPITRE PREMIER.

SOLUTIONS A CONCENTRATIONS CONSTANTES.

A. — Expériences basées sur les coefficients de dissociation électrolytique.

§ 1. — *Méthode spéciale.*

La pression exercée par la solution contenant 0.001 Pm. KNO^3 par litre a été prise comme unité. Elle peut être déduite de la formule de van 't Hoff :

$$Pv = RTi,$$

dans laquelle

P = la pression exercée ;

v = le volume occupé par la molécule-gramme de la substance dissoute ;

R = une constante, théoriquement voisine de celle de l'équation des gaz, et qui (voir Tswett, **148**) est approximativement égale à 81.5, P étant exprimé en atmosphères et v en centimètres cubes ;

i = le coefficient de dissociation électrolytique correspondant à v et qui s'obtient au moyen de la formule

$$i = 1 + (n - 1)\alpha$$

(Arrhenius, **2**), dans laquelle

n = le nombre d'ions dans lesquels se résout la molécule ;

α = le rapport

$$\alpha = \frac{\mu_v}{\mu_\infty}$$

du coefficient de conductibilité électrique de la solution contenant une molécule-gramme sous un volume v, à celui d'une solution infiniment diluée.

Le premier de ces coefficients peut, dans chaque cas particulier, être déduit approximativement, par interpolation ou extrapolation, de ceux trouvés expérimentalement par les physiciens. Quant au second, il a été déterminé pour différents corps, par plusieurs de ces savants. Nous nous sommes exclusivement servi, dans nos calculs, des données de Kohlrausch, qui figurent dans le deuxième volume du *Traité de chimie* d'Ostwald (**111**, pp. 645, 722 et suiv.).

T, dans l'équation des solutions comme dans celle des gaz, est la température absolue, c'est-à-dire comptée à partir de — 273° (¹), de sorte que, t étant la température thermométrique,

$$T = 273 + t.$$

Calculée d'après la formule de van 't Hoff, la pression de la solution contenant par litre 0.001 Pm. KNO^3 est égale à 0.0467 atmosphère. Nous la représentons par is (²).

Si, pour les solutions figurant dans les tables de Kohlrausch, nous calculons les coefficients de dissociation électrolytique comme

---

(¹) Pour chaque élévation de température de 1°, la pression osmotique, comme la pression gazeuse, s'accroît de $0.00367 = \frac{1}{273}$ de celle qu'elle est à 0°. Pour chaque diminution de température de 1°, cette pression diminue d'une même quantité. A la température hypothétique — 273°, la pression serait donc égale à 0

(²) Se basant sur le fait que la pression atmosphérique est une unité très arbitraire et qu'il y aurait avantage à la remplacer par une unité dérivée d'un système rationnel de mesures (voir Everett, **174**, Ostwald, **110**, p. 278), M. le professeur Errera a proposé à la section de botanique du Congrès tenu à Bristol en septembre 1898, sous les auspices de la *British Association for the advancement of science*, d'adopter, dans les études osmotiques, comme unité de pression, la *myriadyne* qui équivaut environ au $\frac{1}{100}$ d'une atmosphère.

Notre *is* valant sensiblement $\frac{5}{100}$ d'atmosphère, est approximativement égale à 5 myriadynes.

il a été dit, nous pouvons chercher les pressions exercées par les mêmes solutions, au moyen de la formule

$$P = \frac{RTi}{v}.$$

Dès lors, il nous est facile de déduire, par interpolation, des coefficients trouvés, celui correspondant à une pression d'un nombre donné d'*is*, ce qui nous permet de calculer la concentration de la solution exerçant cette pression, par la formule

$$v = \frac{RTi}{P}.$$

Préparées d'après cette méthode, les solutions d'un corps exercent des pressions exactement proportionnelles aux nombres d'*is* par lesquels elles sont exprimées. Cette proportionnalité permet de recourir aux courbes pour mieux montrer le rapport existant entre la pression intracellulaire et celle du milieu ambiant.

Le tableau qui suit donne, pour les différentes solutions employées, exprimées en *is*, la pression P, en atmosphères, et le volume v, en litres, qu'occupe la molécule-gramme.

Nos milieux ont été composés par la dilution convenable, d'après les valeurs de v, de solutions-types contenant, pour chaque substance, une molécule-gramme par litre. Il existait une différence constante de 10 *is* entre les pressions des solutions successives servant à la détermination des pouvoirs osmotiques cellulaires.

Tableau mentionnant, pour toutes les solutions, exprimées en is, *la pression* P, *en atmosphères, et le volume* v, *en litres, occupé par la molécule-gramme.*

(Les guillemets » signifient : même nombre que celui qui est placé au-dessus.)

is	P	Corps.	i	v	is	P	Corps	i	v
1	0.047	KNO^3	1.97	1000	40	1.87	KNO^3	1.89	23.98
		$NaNO^3$	»	»			$NaNO^3$	1.87	23.73
		KCl	1.98	»			KCl	1.89	23.98
		NaCl	»	»			NaCl	1.88	23.86
		K^2SO^4	2.86	1444.51			K^2SO^4	2.50	31.78
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	507.63			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	12 69
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^6H^{12}O^6$	1	»
5	0.234	KNO^3	1.96	198.65	60	2.80	KNO^3	1.87	15.82
		$NaNO^3$	1.94	196 95			$NaNO^3$	1.85	15.65
		KCl	1.96	198.65			KCl	1.88	15.91
		NaCl	1.95	197 64			NaCl	1.86	15 73
		K^2SO^4	2.74	277.71			K^2SO^4	2.40	20.31
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	253.81			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	8.46
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^6H^{12}O^6$	1	»
10	0.47	KNO^3	1.93	98.01	80	3 74	KNO^3	1.86	11.80
		$NaNO^3$	1.92	97.51			$NaNO^3$	1.84	11.68
		KCl	1.94	98.52			KCl	1.87	11.87
		NaCl	1.93	98.01			NaCl	1.85	11.74
		K^2SO^4	2.60	132.04			K^2SO^4	2.38	15 10
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	50.76			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	6.34
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^6H^{12}O^6$	1	»
20	0.93	KNO^3	1.92	48.75	90	4.20	$NaNO^3$	1.83	10 32
		$NaNO^3$	1.90	48 24	100	4.67	KNO^3	1.83	9.29
		KCl	1.92	48.75			$NaNO^3$	1.82	9.24
		NaCl	1.91	48.50			KCl	1.86	9.48
		K^2SO^4	2.58	65.51			NaCl	1.84	9.34
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	25.38			K^2SO^4	2.34	11.88
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	5.08
							$C^6H^{12}O^6$	1	»

is	P	Corps.	*i*	*v*	*is*	P	Corps.	*i*	*v*
110	5.14	$NaNO^3$	1.81	8.35	190	8.88	$NaNO^3$	1.77	4.73
		KNO^3	1.78	7.53			KNO^3	1.75	4.45
		$NaNO^3$	1.80	7.61			$NaNO^3$	1.77	4.49
		KCl	1.85	7.83			KCl	1.83	4.64
120	5.61	$NaCl$	1.83	7.74	200	9.34	$NaCl$	1.81	4.59
		K^2SO^4	2.32	9.81			K^2SO^4	2.22	5.63
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	4.23			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	2.54
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^6H^{12}O^6$	1	»
130	6.07	$NaNO^3$	1.80	7.03	210	9.81	$NaNO^3$	1.76	4.25
		KNO^3	1.77	6.42			KNO^3	1.74	4.01
		$NaNO^3$	1.80	6.53			$NaNO^3$	1.76	4.06
		KCl	1.85	6.71			KCl	1.83	4.22
140	6.54	$NaCl$	1.82	6.60	220	10.28	$NaCl$	1.80	4.15
		K^2SO^4	2.30	8.34			K^2SO^4	2.20	5.08
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	3.63			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	2.31
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^5H^{12}O^6$	1	»
150	7.01	$NaNO^3$	1.79	6.06	230	10.75	$NaNO^3$	1.75	3.86
		KNO^3	1.76	5.58			KNO^3	1.73	3.66
		$NaNO^3$	1.79	5.68			$NaNO^3$	1.75	3.70
		KCl	1.84	5.84			KCl	1.83	3.87
160	7.47	$NaCl$	1.82	5.77	240	11.21	$NaCl$	1.79	3.79
		K^2SO^4	2.28	7.23			K^2SO^4	2.18	4.61
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	3.17			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	2.11
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^6H^{12}O^6$	1	»
170	7.94	$NaNO^3$	1.78	5.31	250	11.68	$NaNO^3$	1.75	3.55
		KNO^3	1.75	4.93			KNO^3	1.73	3.38
		$NaNO^3$	1.78	5.02			$NaNO^3$	1.75	3.42
		KCl	1.84	5.19			KCl	1.82	3.55
180	8.41	$NaCl$	1.81	5.10	260	12.15	$NaCl$	1.79	3.49
		K^2SO^4	2.26	6.37			K^2SO^4	2.16	4.22
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	2.82			$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	1.95
		$C^6H^{12}O^6$	1	»			$C^6H^{12}O^6$	1	»

is	P	Corps.	*i*	*r*	*is*	P	Corps.	*i*	*r*
270	12.61	$NaNO^3$	1.75	3.29	310	14.48	$NaNO^3$	1.74	2.85
					320	14.95		1.73	2.74
280	13.08	KNO^3	1.72	3.12	330	15.42		»	2.66
		$NaNO^3$	1.75	3.17	340	15.88		»	2.65
		KCl	1.82	3.30	350	16.35		»	2.51
		$NaCl$	1.78	3.23	360	16.82		1.72	2.42
		K^2SO^4	2.14	3.88	370	17.29		»	2.36
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	1.81	380	17.75		»	2.30
		$C^6H^{12}O^6$	1	»	390	18.22		»	2.24
					400	18.69		»	2.18
290	13.55	KNO^3	1.74	3.05	410	19.15		»	2.13
					420	19.62		1.71	2.07
300	14.02	KNO^3	1.72	2.91	430	20.09		»	2.02
		$NaNO^3$	1.74	2.94	440	20.56		»	1.97
		KCl	1.82	3.08	450	21.02		»	1.93
		$NaCl$	1.78	3.01	460	21.49		»	1.89
		K^2SO^4	2.12	3.59	470	21.96		1.70	1.84
		$C^{12}H^{22}O^{11}$	1	1.69	480	22.43		»	1.80
		$C^6H^{12}O^6$	1	»	490	22.89		»	1.76
					500	23.36		»	1.73

§ 2. — *Résultats fournis par les expériences.*

1° POUVOIRS OSMOTIQUES DÉFINITIFS.

a. — **Expérience type : cellules épidermiques de *Tradescantia discolor* dans les solutions de KNO^3.**

Pouvoir osmotique normal, transitoire, définitif, minimum. — Les cellules qui séjournent dans les divers milieux modifient leur *pouvoir osmotique normal.* La pression exercée par le suc cellulaire passe par une suite de *valeurs transitoires* et finit par acquérir un *pouvoir osmotique définitif* qui ne varie plus aussi longtemps que la concentration extérieure ne subit pas de changement.

Le tableau suivant donne les pouvoirs osmotiques définitifs P correspondant aux diverses concentrations ou *excitations osmotiques* E. o correspond à l'eau distillée.

E en *is*	0	1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260
P en *is*	80	90	130	150	170	190	200	210	220	220	230	230	230	240	240	240	plasmolyse.

Nos cellules de *Tradescantia* avaient un pouvoir osmotique normal de 120 *is*. Nous voyons, d'après les données du tableau ci-dessus, que le pouvoir osmotique cellulaire diminue de valeur dans la solution 1 *is*, et qu'à la concentration 0 correspond un *pouvoir osmotique minimum* de 80 *is*.

Il découle des nombres mentionnés que, jusqu'à une certaine limite, P monte avec la concentration du milieu. La limite est approximativement atteinte dans 240 *is*, où le pouvoir osmotique du milieu et celui des cellules peuvent être considérés comme sensiblement identiques. En effet, la solution 240 *is* ne plasmolyse pas, tandis que la solution 250 *is* plasmolyse visiblement.

Là où P est exprimé par les mêmes nombres, les pressions ne sont pas réellement identiques, seulement la différence de pression y est trop faible pour pouvoir être mise en évidence par nos solutions plasmolysantes.

Dans les solutions inférieures à 240 *is*, P est supérieur à E et le rapport $\frac{P}{E} > 1$. Cependant, le rapport $\frac{P}{E}$ se rapproche d'autant plus de l'unité que la concentration du milieu se rapproche elle-même de 240 *is*. Dans cette dernière solution, $\frac{P}{E}$ peut être considéré comme égal à 1.

Dans les solutions supérieures à 240 *is*, la plasmolyse ne s'arrête que lorsque l'équilibre osmotique s'est établi entre le suc cellulaire et la solution ambiante (Pfeffer, **117**, p. 177).

Les valeurs P, atteintes par le pouvoir osmotique définitif des cellules de *Tradescantia* dans les diverses solutions, peuvent être représentées par la courbe $xy1$ de la figure 1. Les x représentent les excitations osmotiques E, les y les valeurs correspondantes de P.

Les cellules avaient un pouvoir osmotique normal n égal à 120 *is*. Leur *réaction osmotique* P — n a donc atteint, dans les différents milieux, les valeurs suivantes :

E	0	1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
P — n	-40	-30	10	30	50	70	80	90	100	100	110	110	110	120	120	120

Ces nombres donnent la courbe $x'y'1$ de la figure 1.

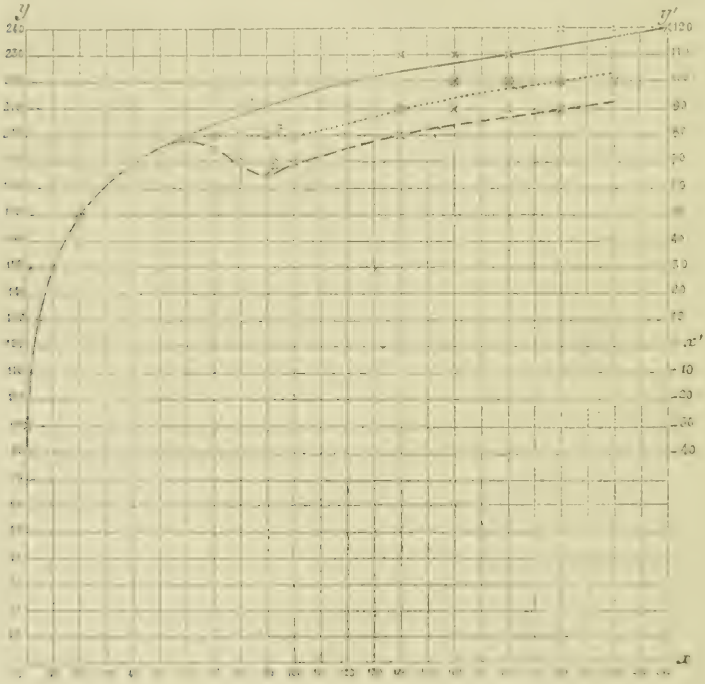


Fig. 1.

Excès osmotique. — Le premier tableau montre que partout, jusqu'à la solution 220 *is*, le pouvoir osmotique cellulaire est supérieur à celui du milieu. P — E exprime la différence entre les deux pressions, l'*excès osmotique* que possède la cellule sur le milieu. Calculons la valeur de cet excès pour les différents cas :

E	0	1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
P — E	80	89	125	140	150	150	140	130	120	100	90	70	50	40	20	0

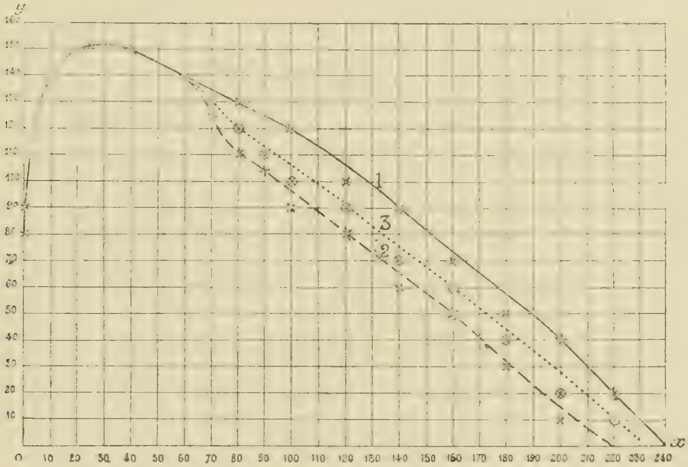


Fig. 2.

La valeur de l'excès osmotique augmente donc avec la concentration, jusqu'aux solutions 20 et 40 *is*, pour diminuer ensuite graduellement et atteindre finalement 0 dans la solution 240 *is*. C'est ce que montre d'ailleurs clairement la courbe 1 de la figure 2. Les x représentent les excitations osmotiques E, les y les excès osmotiques correspondants.

Il était intéressant de déterminer les valeurs P — *n* pour des cellules séjournant dans des solutions comprises entre 20 et 40 *is*, puisqu'il semble résulter des nombres ci-dessus que l'excès osmotique doit atteindre son maximum dans l'une des solutions intermédiaires :

E	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40
P P — E	170 150	173 151	175 151	178 152	180 152	182 152	184 152	186 152	187 151	188 150	190 150

Nous pouvons conclure de là que le maximum d'excès osmotique existe, pour les cellules de *Tradescantia*, entre 25 et 35 *is*.

Ces données permettent de compléter la courbe des excès osmotiques (1, fig. 2).

Loi de Weber. — Voici trois tableaux qui ne constituent qu'une traduction de celui qui donne, plus haut, les valeurs de P — *n* :

E	5	5×2	5×2^2	5×2^3	5×2^4	5×2^5
P — *n*	10	10 + 20	10 + (20 × 2)	10 + (20 × 3)	10 + (20 × 4)	10 + (20 × 5)

E	20	20×3	20×3^2	E	60	60×2	60×2^2
P — *n*	50	50 + 30	50 + (30 × 2)	P — *n*	80	80 + 20	80 + (20 × 2)

Il en résulte que la réaction osmotique cellulaire croît en progression arithmétique quand l'excitation osmotique croît en progression géométrique. Autrement dit, la réaction osmotique est proportionnelle au logarithme de l'excitation. Elle obéit donc à la loi de Weber, laquelle avait déjà été contrôlée, dans le domaine botanique, par Pfeffer pour le chimiotaxisme de spermatozoïdes (**120**, p. 395) et du *Bacterium termo* (**122**, p. 633), par Massart pour l'héliotropisme du *Phycomyces nitens* (**96**) (¹).

Cette loi de Weber peut, dans le cas présent, être exprimée par la formule (Pfeffer, **120**, p. 402)

$$P - n = c \log \frac{E}{s},$$

dans laquelle

$P - n =$ la réaction osmotique;
$c =$ une constante;
$E =$ l'excitation osmotique,
$s =$ le « seuil de l'excitation », c'est-à-dire l'excitation à laquelle ne correspond pas de réaction.

En appliquant cette formule aux valeurs de notre deuxième tableau, nous avons, par exemple,

$$10 = c \log \frac{5}{s},$$

$$30 = c \log \frac{10}{s}.$$

(¹) Voir aussi Fechner (**43**) et Henry (**65**).
M. le professeur Errera avait entrevu la nouvelle application à la loi de Weber dans les nombres que nous avaient fournis nos recherches basées sur les coefficients isotoniques. C'est sur son conseil que nous avons entrepris les expériences basées sur les coefficients de dissociation électrolytique, dans le but de mieux faire ressortir cette loi.

De là nous déduisons

$$3 = \frac{\log \frac{s}{10}}{\log \frac{5}{s}}$$

et ensuite

$$\log s = \log 5 - \frac{1}{2} \log 2,$$

$$s = 3.5355.$$

Pour les cellules de *Tradescantia*, le seuil de l'excitation se trouve donc dans le voisinage de 3.5 *is*. Il ressortait d'ailleurs déjà de notre premier tableau qu'il devait se trouver entre 1 et 5 *is*.

$$c = \frac{10}{\log \frac{5}{3.5355}} = 66.4385.$$

La formule exprimant la loi de Weber pour nos cellules de *Tradescantia* est donc la suivante :

$$P - 120 = 66.4385 \log \frac{E}{3.5355}.$$

b. — Cellules épidermiques de *Tradescantia discolor* dans des solutions isotoniques de différents corps.

Dans toutes les solutions isotoniques des *corps salins* (KNO^3, $NaNO^3$, KCl, $NaCl$, K^2SO^4), nous avons obtenu, pour P, des valeurs identiques : à des excitations isotoniques correspondent des réactions isotoniques. Tout ce que nous disions à propos des solutions de KNO^3 est donc vrai pour les solutions de toutes les substances salines employées, et les courbes $xy1$ et $x'y'1$, figure 1, ainsi que 1, figure 2, s'appliquent à tous ces électrolytes.

Voici maintenant les valeurs P et P — E obtenues dans les cas de solutions sucrées :

E		0	1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260
P	saccharose .	80	90	130	150	170	190	200	190	190	200	200	210	210	210	220	plasmolyse	
	glycose . .	—		—	—	—	—	—	200	200	210	210	220	220	220	230	—	—
P-E	saccharose	80	89	125	140	150	150	140	110	90	80	60	50	30	10	0		
	glycose . .	—	—	-	—	-	—		120	100	90	70	60	40	20	10		

Ces nombres donnent les courbes $xy2$, $x'y'2$, figure 1, et 2, figure 2, pour la saccharose, $xy3$, $x'y'3$, figure 1, et 3, figure 2, pour la glycose (¹).

P a, dans les deux cas, les mêmes valeurs que celles fournies par les solutions salines, jusqu'à la solution 60 *is*. A partir de là, la courbe de la saccharose subit une dépression jusque 80 *is*, pour remonter ensuite, sans pourtant atteindre encore celle des sels. La courbe de la glycose cesse de s'élever entre 60 et 100 *is*, pour devenir, dans la suite, parallèle à celle de l'autre hydrate de carbone.

(¹) Dans le tracé des courbes concernant la saccharose et la glycose, nous avons tenu compte des résultats d'expériences faites ultérieurement avec les solutions 70 et 90 *is*.

c. — **Résultats se rapportant aux cell**

(Les tirets — évitent la rép

E.			0	1	5	10
P'	*Allium*	KNO_3			140	170
		NaCl.			—	—
		saccharose.			—	—
	Symphoricarpus	KNO_3.	60	70	130	160
		saccharose.	—	—	—	—
	Elodea et *Spirogyra*	KNO_3.		140	180	200
		glycose.		—	—	—
P' — *n*	*Allium* (*n* = 200 *is*)	KNO_3.			- 60	- 30
		NaCl.			—	—
		saccharose.			—	—
	Symphoricarpus (*n* = 180 *is*)	KNO_3.	- 120	- 110	- 50	- 20
		saccharose.	—	—	—	—
	Elodea et *Spirogyra* (*n* = 160 *is*).	KNO_3.		- 20	20	40
		glycose		—	—	—
P' — E	*Allium*	KNO_3.			135	160
		NaCl.			—	—
		saccharose.			—	—
	Symphoricarpus	KNO_3.	60	69	125	150
		saccharose.	—	—	—	—
	Elodea et *Spirogyra*	KNO_3.		139	175	190
		glycose.		—	—	—

es que celles de *Tradescantia*.

ombres placés au-dessus.)

)	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260	280	300
0	240	260	270	280	280	290	290	300	300	310	310		
	—	—	—	270	—	—	—	—	—	300	—		
	—	230	240	250	260	260	270	280	280	280	290		
0	230	250	260	270	270	280	280	290	290	300	300		
	—	220	230	240	250	250	260	260	260	270	270		
0	250	260	260	270	270	280	280	280	290	290	290	290	300
	—	250	—	260	260	270	270	270	280	280	280	280	
0	40	60	70	80	80	90	90	100	100	110	110		
	—	—	—	70	—	—	—	—	—	100	—		
	–	30	40	50	60	60	70	80	80	80	90		
0	50	70	80	90	90	100	100	110	110	120	120		
	—	50	50	60	70	70	80	80	80	90	90		
0	90	100	100	110	110	120	120	120	130	130	130	130	140
	—	90	—	100	100	110	110	110	120	120	120	120	
0	180	180	170	160	140	130	110	100	80	70	50		
	—	—	–	150	—	—	—	—	—	60	—		
	—	150	140	130	120	100	90	80	60	40	30		
0	170	170	160	150	130	120	100	90	70	60	40		
	—	140	130	120	110	90	80	60	40	30	10		
0	190	180	160	150	130	120	100	80	70	50	30	10	0
	—	170	—	140	120	110	90	70	60	40	20	0	

On voit que ce qui a été démontré pour les cellules de *Tradescantia* s'applique aux autres cellules.

Dans les cas de solutions salines, à des excitations isotoniques correspondent toujours des réactions isotoniques. Seul le NaCl, chez les cellules d'*Allium*, s'est écarté très légèrement de cette règle. C'est pourquoi nous avons fait une mention spéciale de ce sel.

S'agit-il de solutions sucrées, ici comme pour les cellules de *Tradescantia*, la concordance n'existe que jusqu'à la solution 60 *is*, à partir de laquelle la courbe de la saccharose s'abaisse jusque 80 *is*, tandis que celle de la glycose cesse, pendant un certain temps, de s'élever.

Il est certain que les particularités que nous fournissent les solutions des deux anélectrolytes, sont dues à des propriétés des solutions mêmes, puisque les mêmes faits se constatent avec des cellules différentes. Rappelons, à ce propos, que les calculs d'Arrhenius (Ostwald, **109**) tendent à attribuer à ces substances, ainsi qu'à un grand nombre de corps organiques, des coefficients de dissociation supérieurs à 1 et que, suivant certains auteurs, les solutions de saccharose présentent le phénomène de la contraction.

D'après Stange (**137**), les solutions de la glycérine occasionneraient aussi, dans les cellules, un pouvoir osmotique inférieur à celui qu'elles acquièrent dans KNO^3 et dans NaCl.

Comme il découle des nombres ci-dessus, l'optimum d'excitation occasionnant l'excès osmotique le plus notable est partout approximativement le même.

Pour les diverses cellules séjournant dans les solutions *salines*, la loi de Weber peut s'exprimer comme suit :

Allium : $$P - 200 = 99.657 \log \frac{E}{20.00},$$

Symphoricarpus : $$P - 180 = 99.65 \log \frac{E}{15.87},$$

Spirogyra / *Elodea* : $$\left.\begin{array}{l}\textit{Spirogyra}\\ \textit{Elodea}\end{array}\right\} \quad P - 160 = 66.438 \log \frac{E}{2.5}.$$

L'un des faits qui se dégagent de nos expériences, c'est que, pour des solutions salines, une même espèce de cellule répond à des excitations isotoniques par des réactions isotoniques. Il est intéressant de faire remarquer que des recherches faites dans d'autres domaines ont donné des résultats analogues. Celles de Massart ont montré que les concentrations les plus faibles de corps différents, occasionnant chez les Bactéries et les Infusoires un tonotaxisme négatif, sont isotoniques pour un même organisme (**97**, pp. 10 et suiv.); que l'œil de l'homme reste insensible à toute solution isotonique avec les larmes, pour autant, bien entendu, que la substance dissoute n'exerce sur l'organe aucune action irritante par ses propriétés chimiques (*ibid.*, pp. 21 et suiv.); enfin, que les organismes unicellulaires marins fuient, pour la plupart, les solutions à concentrations plus fortes, comme aussi celles à concentrations plus faibles que l'eau de mer (**98**). D'après Wladimiroff (**167**), les mouvements des Bactéries cessent dans des solutions isotoniques de substances diverses, et suivant Tammann (**145**), l'état normal des muscles, chez la grenouille, exige des milieux isotoniques. Chez l'homme, les solutions provoquant un début de diffusion de l'hémoglobine sont isotoniques avec une solution de 0.49 % NaCl; chez la poule, elles sont isotoniques avec 0.47 % NaCl, et chez la grenouille avec 0.21 % (Hamburger, **50**, **51**).

2° POUVOIRS OSMOTIQUES TRANSITOIRES.

Nous avons déterminé, de vingt-quatre en vingt-quatre heures, les pouvoirs osmotiques concernant les cellules de *Tradescantia discolor* séjournant dans des solutions de quelques-unes des substances employées dans nos expériences. Dans $NaNO^3$, les résultats, sauf quelques rares divergences, concordaient avec ceux trouvés dans KNO^3. Les nombres donnés pour KCl peuvent être considérés comme identiques à ceux fournis par NaCl (les tirets — signifient toujours la répétition du nombre placé au-dessus) :

E		0	1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240
KNO^3	*p*	80	90	110	120	150	170	180	190	190	200	200	200	200	220	230	240
	p'	—	80	120	140	160	180	190	200	210	220	230	230	230	240	240	—
	P	—	90	130	150	170	190	200	210	220	—	—	—	—	—	—	—
KCl	*p*	—	90	110	120	140	160	170	180	190	190	190	200	200	210	220	
	p'	—	80	120	130	150	170	170	190	200	200	210	210	210	230	230	240
	p''	—	80	120	140	160	180	190	200	210	210	220	220	220	240	240	—
	P	—	90	130	150	170	190	200	210	220	220	230	230	230	—	—	—
K^2SO^4	*p*	—	100	110	110	120	150	150	170	180	180	180	190	190	200		
	p'	—	90	110	110	130	160	160	180	190	190	200	210	210	220	230	
	p''	—	90	120	130	150	170	160	180	200	200	210	220	220	240	240	240
	p'''	—	80	120	140	160	180	180	200	210	210	220	220	230	—	—	—
	P	—	90	130	150	170	190	200	210	220	220	230	230	—	—	—	—
Saccharose.	*p*	—	100	120	130	140	160	170	150	160	170	170	170	180			
	p'	—	90	—	140	150	170	180	170	170	180	180	180	190			
	p''	—	80	—	150	160	180	190	180	180	190	190	190	—	200		
	p'''	—	—	130	—	170	190	200	190	190	200	200	200	200	—		
	P	—	90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	210	210	210	220	

Il découle de ces nombres :

Que dans les solutions inférieures, le pouvoir osmotique cellulaire commence par diminuer, pour remonter dans la suite ;

Que la loi de Weber n'est pas satisfaite pendant toute la durée de l'expérience et que c'est seulement lorsque les cellules ont acquis leur pouvoir osmotique définitif dans toutes les solutions que la proportionnalité qu'exige cette loi est observée ;

Que dans les solutions de KNO^3, les cellules de *Tradescantia* réagissent d'une façon d'autant plus intense et atteignent d'autant plus vite leur pouvoir osmotique définitif que l'excitation osmotique est plus énergique ;

Que dans les solutions sucrées, au contraire, la réaction est terminée le plus tôt dans les solutions occasionnant les excitations les moins intenses ;

Que la dépression constatée dans la courbe des valeurs des pouvoirs osmotiques cellulaires, dans les cas de solutions de saccharose, existe pendant tout le temps que durent les réactions ;

Que dans le cas de solutions salines, il n'y a de différence, quant à la réaction des cellules, que dans le temps que mettent celles-ci à la terminer.

Nous ne donnerons pas les valeurs transitoires par lesquelles passent les pouvoirs osmotiques des cellules autres que celles de *Tradescantia*, et nous nous contenterons de dire que ce qui vient d'être démontré pour ces dernières s'applique à toutes. Qu'il suffise de faire remarquer que pour des cellules différentes placées dans des solutions identiques, la durée de la réaction n'est pas la même.

B. — **Expériences basées sur les coefficients isotoniques.**

§ 1. — *Méthode spéciale.*

Des différents coefficients isotoniques déterminés expérimentalement (de Vries, **28**, **34**; Hamburger, **50**, **51**, **52**; Tammann, **144**; Köppe, **79** ; Hedin, **61**), nous avons choisi ceux de de Vries, en accordant la préférence aux coefficients obtenus par la méthode plasmolytique :

KNO^3.	3
$NaNO^3$	3
KCl	3 08
NaCl	3
K^2SO^4	3.9
Saccharose	1.81
Glycose	1.88

Les solutions contenant, par litre, 1, 5, 10, 20, 40, 60... millièmes Pm. KNO^3, constituent la série type. Toutes les solutions des autres substances sont isotoniques avec celles de cette série.

Partant de là, la concentration c, par litre, de toute solution peut s'exprimer par la formule générale :

$$c = \frac{\text{Pm} \times q}{1000} \times \frac{3}{k}.$$

Pm = le poids moléculaire du corps dissous ;
q = la concentration, en millièmes Pm., de la solution isotonique de KNO^3 ;
3 = le coefficient isotonique de KNO^3, pris comme unité ;
k = le coefficient isotonique du corps considéré.

Nous avons composé nos solutions par la dilution de solutions types contenant une molécule-gramme par litre. Le degré de dilution est donné par la formule suivante, déduite de la précédente,

$$v = \frac{1000}{q} \times \frac{k}{3}.$$

Entre deux solutions successives des séries servant à déterminer les pouvoirs osmotiques cellulaires, la différence de concentration était constante et égale à 10 millièmes Pm. $NaNO^3$.

L'abréviation pl. signifie : *plasmolyse.*

§ 2. — *Résultats fournis par les expériences.* — 1° POUVOIRS OSMOTIQUES DÉFINITIFS.

E isotonique avec			1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240 mill. Pm. KNO_3
P	*Tradescantia* $n = 130$ mill. Pm. $NaNO^3$	KNO^3.	100	130	150	170	180	190	200	200	200	210	210	210	210	220	plasmolyse.
		$NaNO^3$.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		KCl.	—	—	—	—	—	—	—	210	210	220	220	220	220	pl.	—
		NaCl.	—	—	—	—	—	—	—	—	220	230	230	230	230	—	—
		K^2SO^4.	—	—	—	—	—	180	190	190	200	200	210	210	210	—	—
		saccharose.	90	—	—	—	170	170	160	170	180	180	190	190	200	—	—
		glycose.	—	—	—	—	—	—	170	180	—	—	—	—	—	—	—
	Allium $n = 200$ mill. Pm. $NaNO_3$	KNO^3.		140	170	200	220	230	230	240	240	250	250	250	260	260	260
		NaCl.		—	—	—	—	—	—	230	230	240	240	240	250	250	250
		saccharose.		—	—	—	—	220	220	220	230	230	230	240	240	240	240
	Symphoricarpus $n = 200$ mill. Pm. $NaNO_3$	KNO^3.	70	130	160	190	220	220	230	230	230	240	240	240	250	250	250
		NaCl.	—	—	—	—	—	—	—	240	240	250	250	250	260	260	260
		saccharose.	60	—	—	—	200	210	200	210	220	230	230	230	240	240	240
	Spirogyra $n = 170$ mill. Pm. $NaNO_3$	KNO^3.	140	180	200	210	230	240	240	250	250	250	260	260	260	260	270
		NaCl.	—	—	—	—	—	230	230	240	240	240	250	250	250	250	260

Il résulte de ces nombres que les solutions correspondantes des différents corps ne sont pas, en réalité, isotoniques dans toute l'étendue des séries. Non seulement les solutions salines n'occasionnent pas, chez une même espèce de cellule, des réactions isotoniques, mais encore la loi de Weber ne ressort point des chiffres mentionnés. Les coefficients isotoniques ne donnent donc des résultats exacts que dans certaines limites et ils ne conviennent, dans les cas d'expériences précises, ni aux solutions concentrées, ni aux solutions les plus diluées.

Comme conclusion à cette série d'expériences, nous pouvons dire que les coefficients isotoniques ne sont pas des constantes, comme on l'admet généralement, et qu'ils varient avec la concentration, tout comme les coefficients de dissociation électrolytique.

Les données du tableau des pages 454-455 nous permettent de calculer, pour les différents corps sur lesquels ont porté les expériences, le coefficient isotonique vrai correspondant à une solution exerçant une pression connue, le coefficient de $KNO^3 = 3$ étant pris comme unité. En effet, si nous désignons par v le volume qu'occupe la molécule-gramme de KNO^3 dans une solution d'un nombre donné d'*is*, par v' le volume occupé par la molécule-gramme d'un autre corps dans la solution d'un même nombre d'*is* et par x le coefficient isotonique à chercher de la deuxième substance, nous avons :

$$v' = \frac{v \times x}{3} \cdot \quad \text{d'où} \quad x = \frac{v' \times 3}{v} \cdot$$

Partant de là, nous trouvons, par exemple, que dans les limites de 1 à 300 *is*, les valeurs extrêmes des coefficients isotoniques sont :

$NaNO^3$	3 et 3.12
KCl	3 et 3.18
NaCl	3 et 3.09
K^2SO^4.	4.32 et 3.69
Saccharose	1.50 et 1.77
Glycose	

2° POUVOIRS OSMOTIQUES DÉTERMINÉS DE DEUX EN DEUX HEURES.

Nous avons constaté une diminution du pouvoir osmotique dans les cellules de *Tradescantia* séjournant, pendant vingt-quatre heures, dans l'eau distillée et dans la solution 1 *is*. N'y a-t-il pas d'autres solutions où, dans les premiers moments de l'expérience, le pouvoir osmotique de ces cellules subit une baisse analogue? Nous avons voulu nous en assurer au moyen d'expériences sur KNO^3, la saccharose et l'eau de la ville de Bruxelles. Les tableaux suivants contiennent les résultats obtenus :

KNO^3 en millièmes Pm.	Eau de la ville de Bruxelles.	5	10	20	40	Saccharose. E isotonique avec	5	10	20	40 millièmes Pm. KNO^3.
P après 2 heures.	100	110	110	110	120	P après 2 heures.	110	110	110	120
4 —	»	»	»	120	130	4 —	»	»	»	»
6 —	»	»	»	130	140	6 —	»	120	130	140
8 —	»	»	120	»	»	8 —	»	»	»	»
24 —	»	120	130	150	170	24 —	120	130	150	170

La diminution du pouvoir osmotique intéresse donc les cellules qui se trouvent dans l'eau de la ville de Bruxelles et dans les diverses solutions employées ici. Seulement, dans ces dernières, après un temps variable, le pouvoir osmotique remonte de façon à acquérir une valeur, soit égale à celle du pouvoir osmotique normal, soit plus élevée. Dans l'eau de Bruxelles, le pouvoir osmotique des cellules, après avoir continué à baisser jusque 90, remonte jusque 100 qu'il ne surpasse pas dans la suite. Dans l'eau distillée, rien de semblable ne se produit : le pouvoir osmotique y baisse pour ne plus remonter plus tard.

Le phénomène observé dans l'eau de Bruxelles doit être attribué au fait que cette eau est réellement une solution, très diluée il est vrai, de substances diverses.

Nous avons déterminé la pression osmotique exercée par l'eau de la ville de Bruxelles en cherchant la concentration, en KNO^3, d'une solution dans cette eau, produisant un début de plasmolyse chez une cellule à pouvoir osmotique connu.

Pouvoir osmotique de l'eau de la ville de Bruxelles. — Les cellules de *Tradescantia* d'un pouvoir osmotique normal de 0.130 Pm. KNO^3, plongées dans l'eau de la ville, diminuent ce pouvoir osmotique de 0.040 Pm. $NaNO^3$, tout comme elles le font dans les solutions de 0.001 Pm. KNO^3. L'eau de la ville aurait donc un pouvoir osmotique de 0.001 Pm. KNO^3 environ. Ceci, simplement pour éviter les tâtonnements trop longs.

Nos cellules subissent un début de plasmolyse dans la solution 0.130 Pm. KNO^3, c'est-à-dire la solution, dans l'*eau distillée*, contenant, par litre, 0.101 × 130 = 13gr13 KNO^3. Si le pouvoir osmotique de l'eau de la ville est réellement de 0.001 Pm. KNO^3, la solution de KNO^3, *dans l'eau de la ville*, provoquant un début de plasmolyse, devra contenir 13.13 — 0.101 = 13gr029 KNO^3 par litre. S'il est de 0.002 Pm. KNO^3, la solution plasmolysante, composée à l'aide de l'eau de la ville, contiendra 13.13 — 0.202 = 12gr928 KNO^3 par litre. La solution plasmolysante, faite au moyen de l'eau de la ville, contiendra 12gr827 KNO^3 par litre si le pouvoir osmotique de cette eau est de 0.003 Pm. KNO^3. Or, on constate un début de plasmolyse des cellules de *Tradescantia* dans la deuxième de ces solutions, tandis que la dernière ne plasmolyse pas du tout. C'est donc que le pouvoir osmotique de l'eau de la ville de Bruxelles est compris entre 0.002 et 0.003 Pm. KNO^3.

Comme contrôle, calculons le pouvoir osmotique de l'eau de la ville de Bruxelles d'après les données des chimistes. Les analyses de M. Depaire donnent, pour 1,000 centimètres cubes :

Silice	0.028
Oxyde de fer et magnésie	0.019
Carbonate de calcium	0.258
Sulfate de calcium	0.024
Chlorure de calcium	0.015
Sulfates de sodium et de potassium	0 025

Voici, pour les cinq derniers corps de cette liste, les poids moléculaires et les coefficients isotoniques, en nombres ronds, d'après de Vries :

Carbonate de calcium	100		2
Sulfate de calcium	136		2
Chlorure de calcium	111		4
Sulfate de sodium	142	158.1	4
Sulfate de potassium	174.2		4

D'après ces données, calculons la concentration de la solution de KNO^3, isotonique avec l'eau de Bruxelles. Cette solution contient approximativement :

$$101 \times \frac{2}{100 \times 3} \times 0.258 = 0.17372 \text{ ‰ gr. } KNO^3$$

$$101 \times \frac{2}{136 \times 3} \times 0.024 = 0.01188 \quad \text{»}$$

$$101 \times \frac{4}{111 \times 3} \times 0.015 = 0.01819 \quad \text{»}$$

$$101 \times \frac{4}{158.1 \times 3} \times 0.025 = 0.02129 \quad \text{»}$$

$$\overline{0.225} \quad \text{»}$$

La pression osmotique de la solution de KNO^3 isotonique avec l'eau de la ville de Bruxelles, est donc supérieure à 0.002 Pm.KNO^3 = $0^{gr}202$ KNO^3 ‰ et inférieure à 0.003 Pm. KNO^3 = $0^{gr}303$ KNO^3 ‰, ce qui concorde avec les résultats obtenus par l'expérience. Cette recherche nous montre de plus que tous les sels contenus dans l'eau de la ville de Bruxelles doivent s'y trouver à l'état dissous, même le carbonate de calcium.

CHAPITRE II.

SOLUTIONS A CONCENTRATIONS VARIABLES.

§ 1. — *Méthode spéciale.*

Les expériences portèrent uniquement sur les cellules de *Tradescantia.*

Au lieu de diluer ou de concentrer directement les solutions initiales, les coupes furent transportées de celles-ci dans des solutions moins ou plus concentrées. Ce n'est, en effet, qu'en agissant de la sorte que le degré de concentration du nouveau milieu peut être bien connu, chose indispensable quand il s'agit d'étudier l'influence des variations dans la concentration du milieu sur le pouvoir osmotique cellulaire.

Dans le but même de modifier le moins possible la concentration du nouveau milieu, les coupes, à leur sortie de la solution initiale, furent convenablement débarrassées de toute trace de cette dernière, au moyen de papier à filtrer.

La température était de 18° C., comme pour les expériences décrites précédemment.

§ 2. — *Résultats fournis par les expériences.*

a. — **Résistance des cellules à la dilution brusque de la solution initiale.**

Laissons séjourner les cellules de *Tradescantia*, pendant 3 × 24 heures, dans les solutions 120, 160, 200 et 240 millièmes Pm.KNO^3. Transportons-les ensuite dans l'eau : toutes meurent instantanément. Le protoplasme éclate par suite de la pression interne qui s'est notablement accrue dans les solutions et qui, lorsque les cellules se trouvent dans l'eau, agit dans sa totalité sur le protoplasme. Si, au lieu de transporter les cellules dans l'eau, nous les mettons dans une solution diluée, 20 millièmes Pm. KNO^3, par exemple, nous assistons au même phénomène. Transportées dans 50 millièmes Pm. KNO^3, les cellules sortant des solutions 120 et 160 millièmes survivent; les autres éclatent encore. Pour les cellules qui ont séjourné assez longtemps dans une solution d'une certaine concentration, les dilutions du milieu, jusqu'à un degré déterminé, sont donc mortelles.

b. — Résistance des cellules à la dilution graduelle de la solution initiale.

Les cellules de *Tradescantia* qui, dans une solution de saccharose isotonique avec 220 millièmes Pm. KNO^3, ont acquis leur pouvoir osmotique définitif, meurent lorsqu'on les porte dans une solution de saccharose isotonique avec 70 millièmes Pm. KNO^3. Mais si, au lieu de les porter directement dans ce dernier milieu, on les fait passer successivement dans des solutions isotoniques avec 180 et 130 millièmes Pm. KNO^3, en les maintenant assez longtemps dans chacune de ces solutions pour qu'elles aient le temps de s'y accommoder, la concentration maximum déterminant leur mort n'est plus que celle isotonique avec 30 millièmes Pm. KNO^3. Ceci montre qu'en y allant graduellement, les cellules peuvent s'adapter à des solutions diluées qui les tuent sans cela.

c. — Influence de la dilution de la solution initiale sur le pouvoir osmotique cellulaire.

La dilution des solutions, si elle n'est pas nuisible à la cellule, est accompagnée d'une diminution du pouvoir osmotique cellulaire.

Dans des solutions de saccharose isotoniques avec 60, 80, 120, 160, 200 millièmes Pm. KNO^3, les cellules de *Tradescantia* avaient un pouvoir osmotique de 170, 160, 180, 190, 200 millièmes Pm. $NaNO^3$. Ces cellules étant mises dans des solutions de saccharose isotoniques avec 20, 40, 80, 120, 160 millièmes Pm. KNO^3, leur pouvoir osmotique acquiert les valeurs suivantes : 170, 170, 160, 180, 190 millièmes Pm. $NaNO^3$.

La dilution des solutions a donc pour effet de diminuer le pouvoir osmotique cellulaire jusqu'à ce qu'il atteigne la valeur qui correspondrait à la solution diluée si l'on y mettait directement les cellules.

Si nous diluons la solution avant que le pouvoir osmotique définitif soit atteint, nous assistons aux mêmes phénomènes que ceux qui viennent d'être décrits, si le pouvoir osmotique des cellules était supérieur à celui correspondant normalement à la solution diluée. Les cellules continuent, au contraire, à élever leur pouvoir osmotique, s'il était inférieur à celui correspondant à la solution la moins concentrée.

d. — **Résistance des cellules à l'augmentation en concentration de la solution initiale**

Dans les limites de 1 à 1000 millièmes Pm. KNO^3, — les seules solutions que nous ayons employées, — les cellules de *Tradescantia* supportent tous les degrés de concentration de la solution initiale, ce qui montre, une fois de plus, que la cellule végétale supporte mieux la concentration que la dilution des milieux.

CHAPITRE III.

SOLUTIONS PORTÉES A DIVERSES TEMPÉRATURES.

§ 1. — *Méthode spéciale.*

Nous avons déterminé le pouvoir osmotique définitif P que des cellules de *Tradescantia*, d'un pouvoir osmotique normal de 160 millièmes Pm. $NaNO^3$, atteignent dans des solutions de KNO^3 et de saccharose portées à diverses températures dans des chambres thermostatiques ou dans l'étuve à température constante de Roux.

Nécessairement, les solutions employées dans la détermination du pouvoir osmotique avaient la même température que les milieux.

Là où il s'agissait de suivre de près, à une température déterminée, le phénomène de plasmolyse ou sa disparition, nous nous servions de coupes plongées dans la solution sous grand couvre-objet maintenu à une certaine distance du porte-objet au moyen de deux tubes capillaires. Une bulle d'air assez volumineuse était laissée dans le liquide pour assurer la respiration des cellules. La préparation était lutée au moyen de paraffine et laissée à demeure sur la tablette d'un microscope installé dans une caisse chauffante de Sachs, modifiée dans le but de permettre, dans la paroi double, une circulation incessante d'eau chauffée au degré voulu et d'une façon très uniforme au moyen d'un réchaud à gaz. Voici, représentée en coupe, la caisse chauffante telle que nous l'employions :

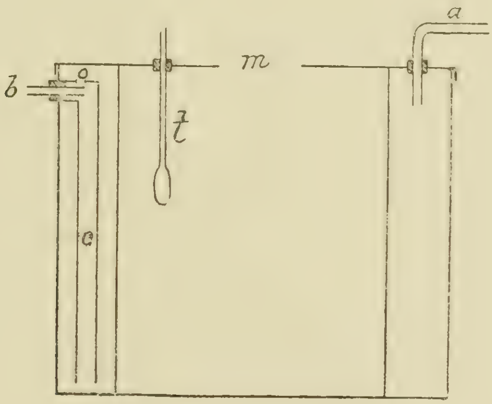


FIG. 3.

a. Arrivée de l'eau chauffée.
b. Sortie de l'eau venant du fond
o. Ouverture empêchant le tube *c* de fonctionner en siphon.
t. Thermomètre.
m. Ouverture donnant passage au tube et à la vis micrométrique du microscope.

§ 2. — *Quelques résultats fournis par les expériences.*

. — Influence de la température sur la valeur du pouvoir osmotique cellulaire.

KNO^4 E en millièmes Pm.		40	80	120	160	200
P	à 18° C.	210	230	240	250	260
	à 25° —	»	»	»	»	»
	à 30° —	»	»	»	»	»
	à 35° —	»	»	»	260	260

Saccharose. E isotonique avec		40	80	120	160	200 millièmes Pm. KNO^3.
P	à 18° C.	190	180	210	230	250
	à 25° —	»	»	»	»	»
	à 30° —	»	»	»	240	260
	à 35° —	»	»	220	»	»

Ces tableaux montrent que le pouvoir osmotique des cellules varie, avec la température, dans une très faible mesure. Or, Pfeffer (**117**) a montré que dans une cellule artificielle, la pression n'est pas influencée par cet agent. Comment faut-il interpréter les légers écarts constatés?

Van 't Hoff (**149, 150, 151**; Étard, **41**; Reychler, **177**; Gerald, **47**; Sutherland, **143**) conçut la pression osmotique d'une solution étendue comme analogue à la pression gazeuse, c'est-à-dire comme étant produite par les chocs des molécules du corps dissous contre la paroi, tout comme la pression d'un gaz est la résultante des chocs moléculaires. Il montra que les lois des gaz s'appliquent aux solutions étendues : 1° que, pour une température constante, la pression osmotique est en raison directe de la concentration de la solution, tout comme, dans les mêmes conditions, la pression d'un gaz est en raison directe de sa densité ; 2° que, à volume constant, la pression osmotique augmente en raison directe de la température absolue, encore tout comme la pression gazeuse, et dans un rapport identique à cette dernière, c'est-à-dire de $\frac{1}{273}$ par degré centigrade.

Meyer Wildermann a démontré (**97**), en expérimentant sur un grand nombre de corps organiques, que, dans les solutions très diluées, la constante de van 't Hoff ne subit aucune variation avec la température.

La loi de van 't Hoff concernant la température s'applique tout aussi bien à la pression du suc cellulaire qu'à celle des solutions dans lesquelles se trouvent les cellules. P devrait donc avoir, semble-t-il, une valeur constante dans une même solution, quelle que soit la température à laquelle celle-ci est portée. Cependant, si l'on veut se rappeler que le pouvoir osmotique définitif de la cellule croît avec la concentration du milieu, on s'assure que la contradiction est purement apparente : non seulement la cellule augmente, comme la solution ambiante, son pouvoir osmotique de $\frac{1}{273}$ pour chaque degré dont la température s'élève, mais elle l'augmente davantage par le fait même que l'excitation osmotique est devenue plus notable. En réalité, cette augmentation du pouvoir osmotique de la cellule existe pour toute élévation de température, si petite qu'elle soit, mais elle peut être trop faible pour pouvoir être mise en évidence par voie plasmolytique.

b. — Influence de la température sur le degré de la plasmolyse.

On comprend que dans une cellule qui a subi une plasmolyse assez prononcée, l'accroissement relativement minime que subit son pouvoir osmotique avec l'élévation de la température, n'est pas à même de modifier visiblement le volume du protoplaste. C'est ce qu'ont observé Hamburger et Donders (Hamburger, **51**) sur des globules blancs du sang. Mais qu'il y a bien réellement, avec l'élévation de la température, une surproduction de pression osmotique dans la cellule, c'est ce que nous avons pu constater sur des cellules de *Tradescantia* plasmolysées dans 240 et 250 millièmes Pm. KNO^3, solutions ne surpassant, en concentration, que de 10 et 20 millièmes Pm. KNO^3 la plus concentrée où la plasmolyse disparaît à la température ordinaire. Dans ces solutions, en effet, les cellules finissent par reprendre leur aspect normal à une température de 30°C.

c. — Influence de la température sur l'intensité des phénomènes osmotiques.

Dans la série des solutions de KNO^3, les pouvoirs osmotiques définitifs sont atteints dans tous les milieux après trois jours à la température de 18°. A 30°, ils sont atteints après moins de vingt heures. Dans les solutions de saccharose aussi, la réaction osmotique se termine d'autant plus vite que la température s'élève davantage. Cette accélération dans la réaction s'observe très bien sur les cellules plasmolysées, pourvu que la solution ne soit pas trop concentrée pour empêcher la disparition de la plasmolyse. Dans ces conditions, en effet, les cellules de *Tradescantia* reprennent d'autant plus vite leur aspect normal que la température est plus élevée. Un phénomène semblable a déjà été constaté par plusieurs auteurs, notamment de Vries (**30**, p. 526) et Janse (**70**, p. 367).

Les expériences de Krabbe (**81**) montrent que l'absorption d'eau par les cellules de la moelle d'*Helianthus annuus* est aussi très variable suivant la température. Lorsqu'on coupe longitudinalement un cylindre de cette moelle en deux parties semblables, qu'on place l'une des moitiés dans de l'eau à 12°C., l'autre dans de l'eau à 25°C., le dernier morceau s'allonge cinq fois plus vite que le premier.

Nous avons remarqué à diverses reprises que le phénomène de plasmolyse lui-même est d'autant plus accéléré que la température est plus élevée. C'est ce qu'observa aussi Kolkwitz (**78**) sur la moelle de *Sambucus* et d'*Helianthus*, dont le raccourcissement, dans des solutions plasmolysantes, est d'autant plus rapide, mais non d'autant plus marqué, que ces solutions sont portées à des températures plus élevées.

Ces phénomènes n'ont rien de commun avec ceux de la mort partielle du protoplasme, observés par Verschaffelt (**152**) sur les cellules épidermiques des écailles du bulbe de l'*Allium Cepa*, soumises à des températures de 65°-75° et qui, au lieu d'être plasmolysées normalement dans les solutions qui, dans les conditions ordinaires, provoquent ce phénomène, ne présentent plus que la contraction des vacuoles. La couche externe du protoplasme meurt, tandis que le tonoplaste résiste plus longtemps à l'action nuisible de la chaleur. C'est une méthode pouvant servir à isoler la membrane vacuolaire tout comme l'action lente de solutions plasmolysantes (de Vries, **30**) et l'action mortelle exercée sur le protoplasme par le ferrocyanure de potassium et le bioxyde d'hydrogène qui tuent plus rapidement la couche protoplasmique externe que le tonoplaste (Tswett, **148**).

CHAPITRE IV.

VARIATION DU POUVOIR OSMOTIQUE ET ADAPTATION.

§ 1. — *Méthode spéciale.*

Les coupes ou les filaments de *Spirogyra* sont laissés, jusqu'à la mort des cellules, dans les solutions qu'on renouvelle en temps voulu, afin d'empêcher la production de toute substance nuisible.

§ 2. — *Résultats fournis par les expériences.*

La mort des cellules ne survient pas partout au même moment. Dans le tableau suivant, nous donnons le nombre de coupes ou de filaments morts *sur 10*, dans les différentes solutions, après les laps de temps indiqués.

E isotonique avec			1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260	280	300 millièmes Pm. KNO^3.
Tradescantia	KNO^3	4×24h.																		10
		5×24h.																10	10	»
		6×24h								3	5	5	7	7	8	10	10	»	»	»
		7×24h	5	4					2	7	8	8	10	10	10	»	»	»	»	»
		8×24h.	8	8	3	1	2	2	6	10	10	10	»	»	»	»	»	»	»	»
		9×24h.	10	10	5	2	3	5	9	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		10×24h	»	»	7	4	6	8	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		11×24h	»	»	10	6	8	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	NaCl	4×24h.															10	10	10	10
		5×24h.	6	4					4	6	6	8	10	10	10	10	»	»	»	»
		6×24h.	8	7	2	1	1	3	7	10	10	10	»	»	»	»	»	»	»	»
		7×24h.	10	10	4	2	3	6	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		8×24h.	»	»	8	4	6	9	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		9×24h.	»	»	10	6	8	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		10×24h.	»	»	»	7	9	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	K^2SO^4	4×24h.	10	10	9	6	8	8	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
		5×24h.	»	»	10	8	10	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	$C^{12}H^{22}O^{11}$	10×24h.	10	8						10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
		12×24h	»	9	7				5	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		13×24h.	»	10	9				7	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		14×24h.	»	»	10	7	4	5	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		15×24h.	»	»	»	10	6	8	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		16×24h	»	»	»	»	8	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
	$C^6H^{12}O^6$	12×24h.	10	9	8					9	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
		13×24h	»	10	10	4	2	3	5	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		15×24h.	»	»	»	5	4	5	8	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		17×24h.	»	»	»	10	7	10	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»

E isotonique avec			1	5	10	20	40	60	80	100	120	140	160	180	200	220	240	260	280	300 millièmes Pm. KNO³.
Allium	KNO³	9×24h.	10	10	9	7	6	6	8	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
		10×24h.	»	»	10	10	8	9	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		12×24h	»	»	»	»	10	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Spirogyra. filam. morts sur 10.	KNO³	8×24h.	8	6	5				7	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
		10×24h.	10	9	7	4	2	3	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		12×24h	»	10	10	8	5	8	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
		14×24h	»	»	»	10	8	10	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»
Elodea, feuilles.	$C^{12}H^{22}O^{11}$	12×24h	8	3									2	8	10	10	10	10	10	10
		14×24h.	9	5	4							4	7	10	»	»	»	»	»	»
		16×24h	10	8	7					2	2	8	10	»	»	»	»	»	»	»
		18×24h.	»	10	9				2	5	7	10	»	»	»	»	»	»	»	»

Il ressort de là que les cellules vivent le plus longtemps dans les solutions où, d'après nos expériences antérieures, leur excès osmotique atteint son maximum. Elles meurent plus vite là où cet excès est inférieur à ce maximum, et d'autant plus vite que l'excès est plus petit.

L'excès osmotique, auquel Eschenhagen attribue une grande importance au point de vue de l'adaptation des Champignons à la concentration du substratum, règle donc aussi l'adaptation des cellules des végétaux terrestres et des Algues à la concentration du milieu.

Les Phanérogames, en cultures aqueuses, sont fort sensibles à des concentrations très faibles. D'après Knop (**75**), elles prennent un bon développement dans des solutions contenant 0.05-0.2 et au plus 0.5 °/₀ de substances salines. Les concentrations plus fortes seraient nuisibles.

Suivant Jarius (**71**), les solutions contenant 0.2 à 0.4 °/₀ KCl, NaCl, KNO^3, $NaNO^3$, K^2SO^4 $(AzH^4)^2SO^4$ accélèrent la germination, tandis que les concentrations supérieures à 1 °/₀ la retardent.

Krauch (cité par Stange) entreprit des cultures de Graminées dans un sol qu'il arrosa avec des solutions contenant des proportions de NaCl variant entre 0.03 et 0.5 °/₀. La végétation fut également souffrante là où la terre fut arrosée par les solutions les plus diluées et là où l'on arrosa avec les concentrations les plus fortes. Les plantes prirent un bon développement dans les milieux arrosés au moyen des solutions intermédiaires.

Plus les solutions de KCl, $NaNO^3$, K^2SO^4, $Ca(NO^3)^2$ surpassent, en concentration, 0.5-5.0 °/₀, plus elles sont, suivant Tautphoüs (**146**), nuisibles à la germination des graines.

D'une étude sur l'influence qu'exerce la concentration du milieu sur la croissance des racines de Maïs, de Vries (**19**) déduit que des quatre solutions contenant respectivement en sels 0.5, 1.0, 1.5 et 2.0 °/₀, c'est dans la première que l'accroissement est le plus notable.

Stange a cultivé un grand nombre de Phanérogames dans une solution de Knop à 0.2 °/₀, dans laquelle il dissolvait graduellement, par diffusion à travers du parchemin, des quantités variables de KNO^3, NaCl, glycérine. Le *Lupinus* et le *Phaseolus* supportaient au plus 0.25 Pm. NaCl °/₀₀, soit 1.46 °/₀ ; pour le *Salsola Kali*, le *Plantago maritima* et le *Cochlearia officinalis*, une concentration supérieure à 0.10 Pm. KNO^3 °/₀₀, soit 1 °/₀, était défavorable à la végétation.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que les concentrations que nous avons déterminées comme étant le plus favorables aux cellules (0.2-0.6 KNO^3 °/₀) concordent avec les résultats obtenus par ces différents expérimentateurs. Elles concordent encore sensiblement avec la concentration du milieu de culture de Sachs, laquelle est de 0.30 °/₀ de substances salines. Calculons, en effet, la solution de KNO^3 isotonique avec ce milieu. (Voir tableau ci-après.)

Si donc la solution de Sachs convient à la culture des Phanérogames, ce n'est pas seulement parce qu'elle renferme les éléments qui leur sont indispensables, mais encore parce qu'elle assure aux cellules l'excès osmotique le plus élevé, partant l'adaptation la plus parfaite.

Quantités, en poids, par litre d'eau.	Corps.	Poids moléculaires des corps solubles.	Coefficients isotoniques.	Valeurs en KNO^3.
1 g.	KNO_3	101.1	3	1 g.
0.5	NaCl	58.5	3	0.864
0.5	$CaSO_4$	136	2	0.247
0.5	$MgSO_4$	120	2	0.280
0.5	$Ca^3(PhO_4)^2$			
				2.391 °/oo
				0.239 °/o

DEUXIÈME PARTIE

NATURE DE LA RÉACTION

INTRODUCTION

Il y a trois façons possibles d'expliquer l'augmentation du pouvoir osmotique cellulaire : ou bien elle est due à une diminution du volume de la cellule, ce qui amène une concentration du suc ; ou bien il y a « intraméabilité » (1) du protoplasme pour la substance dissoute, laquelle pénètre jusque dans le suc cellulaire dont le pouvoir osmotique est ainsi augmenté ; ou bien encore la cellule modifie la composition de son suc, fabriquant des substances osmotiques nouvelles ou transformant des substances existantes en d'autres, plus osmotiques. Sur la proposition de M. le professeur Errera, nous appelons ce dernier phénomène *anatonose* (de ἀνά, qui indique un mouvement ascendant, et τόνωσις, action de donner de la tension).

Eschenhagen a mesuré d'une façon précise les dimensions des cellules des Champignons qu'il a cultivés. Il n'a pas constaté de diminution de volume coexistant avec l'augmentation du pouvoir osmotique.

---

(1) « Intrameabiliteit », terme créé par Janse (**88**, p. 336), de même que celui d' « extrameabiliteit », extraméabilité.

Le premier cas de perméabilité du protoplasme a été observé par de Vries (**18**) sur les cellules de la betterave rouge. Il a constaté que ces cellules absorbent, sans en être incommodées, l'ammoniaque sous l'influence de laquelle le suc cellulaire brunit.

C'est d'un changement de teinte analogue que Pfeffer (**117**, p. 135) conclut au passage, dans la cellule, d'acides étendus. Cet auteur reconnut (**121**) aussi la propriété remarquable de certaines couleurs d'aniline de passer au travers du protoplasme vivant et de s'accumuler dans le suc cellulaire. Une cellule colorée par la cyanine est décolorée par une solution d'eau oxygénée (Pfeffer, **123**, p. 84) ou d'acide citrique (*id.*, **121**, p. 287), corps pour lesquels le protoplasme est donc aussi perméable.

On sait depuis longtemps que, tout comme les plasmodes de Myxomycètes (Pfeffer, **124**), les Infusoires et les Rhizopodes peuvent ingérer des particules solides tenues en suspension dans l'eau. Ranvier (**176**, pp. 165 et 611) fit absorber des granules colorés par les cellules lymphatiques de la Grenouille, afin de les suivre plus facilement dans leur migration à travers les parois des vaisseaux capillaires. Dans les solutions où il y a fusion intime entre la matière colorante et le liquide, cet auteur (*ibid.*, pp. 172 et 237) ne put observer une coloration des Infusoires qu'après leur mort. Certes (**172**, pp. 425 et suiv.) est parvenu pourtant à colorer ces organismes vivants, ainsi que les globules blancs de la Grenouille, dans des solutions faibles de bleu de quinoléine et de cyanine.

Campbell (**10**) a obtenu la coloration des noyaux vivants dans un grand nombre de cellules végétales.

Janse (**70**, p. 346), au moyen du sulfate de diphénylamine, mit en évidence, dans les cellules de *Tradescantia discolor* et de *Curcuma rubricaulis*, la pénétration de KNO^3, et Wieler (**164**, p. 378), par le même procédé, démontra le passage de KNO^3 dans les cellules de plantules de *Phaseolus vulgaris* cultivées dans un milieu contenant ce sel. Dans les plantules végétant dans une solution sucrée, la pénétration de saccharose s'accusa par une surproduction d'amidon.

De l'ensemble des recherches de Böhm (**8**), A. Meyer (**100**), Laurent (**87**, **179**), Saposchnikoff (**131**), Zimmermann (**171**) sur la formation d'amidon aux dépens de solutions, il résulte que les cellules vertes, de même que celles dépourvues de chlorophylle, sont capables de former la substance amylacée, non seulement dans la saccharose, mais encore dans la dextrose, la lévulose, la galactose, la maltose, la lactose, la mannite, la dulcite et la glycérine, substances organiques à 3, 6 ou 12 atomes de carbone dans la molécule. Le protoplasme doit donc être perméable pour ces différentes substances. Il est assez curieux que la formose qui, d'après Loew [Wehmer (**156**)], aurait des analogies avec la glycose, est incapable de former de l'amidon. Il s'en formerait chez *Spirogyra* (Bokorny, **173**, p. 236), aux dépens de solutions de glycol dans lesquelles certaines plantes augmenteraient, en outre, en poids sec. D'après le même botaniste (*ibid.*, p. 237), la formaldéhyde, que l'hypothèse de Bayer rend intéressante au point de vue de la formation d'amidon, non seulement n'en forme pas, mais est même nuisible. Mais le méthylal, qui n'est pas nocif et qui, en solution, se décompose facilement en aldéhyde formique et alcool méthylique, forme de l'amidon chez *Spirogyra* (Bokorny, **173**, p. 241) pour laquelle il peut aussi servir de milieu nutritif (Loew et Bokorny, **175**). Il est à remarquer que l'alcool méthylique, produit de dédoublement du méthylal, peut, à lui seul, servir à la production d'amidon (Bokorny, p. 241).

Que la glycérine traverse le protoplasme vivant, Klebs (**72**, p. 540), le premier, nous l'a montré par la disparition rapide de la plasmolyse occasionnée, chez *Zygnema*, dans des solutions de cette substance. de Vries (**33**) a confirmé les résultats obtenus par Klebs en expérimentant sur *Spirogyra* et un grand nombre de cellules de Phanérogames.

C'est encore par la même méthode de la disparition de la plasmolyse que le même botaniste (**35**) démontra la perméabilité du protoplasme pour l'urée.

Plusieurs autres substances organiques traversent le protoplasme vivant : l'asparagine, suivant Hansteen (**60**, p. 365); les acides amidés, les amides, les alcools mono-, bi- et trivalents, le chloroforme, les aldéhydes, les acétones, les alcaloïdes, d'après Overton (**112**, p. 19; **113**, p. 392).

Les réactions microchimiques, aussi bien que l'analyse qualitative des filaments mycéliens des Champignons cultivés par Eschenhagen sur la glycose, ne révèlent pas trace de cette substance dans les hyphes. De même, le sulfate de diphénylamine ne donne aucune réaction dans les filaments des cultures faites sur substratum contenant du KNO^3. Pour ce qui est de Na^2SO^4, tout au plus l'auteur en trouve-t-il des traces, bien que Jönsson (cité par lui) ait observé la pénétration manifeste de ce corps dans le *Penicillium glaucum*. Dans les solutions de glycérine capables d'occasionner une plasmolyse, celle-ci disparaît après peu de temps; l'auteur en conclut que le protoplasme des Champignons sur lesquels portèrent les expériences, est perméable pour cette substance. Cependant, pas plus ici que dans le cas de Na^2SO^4, la quantité de substance qui a pénétré ne saurait suffire à expliquer tout l'accroissement du pouvoir osmotique.

Stange a décelé d'une façon très précise, dans la tige des plantes qu'il cultiva, la présence des substances salines en solution dans les milieux. Il eut recours à des procédés qui lui permirent de déterminer approximativement, dans chaque cas, la quantité de substance absorbée. Cette quantité s'accroît avec la concentration du milieu, mais ne suffit pas non plus à expliquer l'élévation parfois considérable du pouvoir osmotique cellulaire.

L'un et l'autre des deux auteurs cités en dernier lieu sont donc conduits à admettre la formation, dans la cellule, de substances propres à intervenir dans l'augmentation de son pouvoir osmotique. Ces substances naîtraient en quantités d'autant plus marquées que le corps en solution dans le milieu pénètre moins facilement dans la cellule, et là où il n'y a pas d'intraméabilité, la totalité des substances intervenant dans l'augmentation du pouvoir osmotique serait fournie par l'activité cellulaire même. Stange n'a pas réussi à déceler dans les cellules la présence de saccharose ou de glycérine. Il admet que ces substances y sont transformées.

Schimper (cité par Stange) démontra que certaines plantes ne forment pas d'amidon dans des solutions concentrées de NaCl et de glycose. Suivant Lesage (**89**), ces végétaux assimilent pourtant, dans ces conditions, de l'acide carbonique, et Stange en déduit que les hydrates de carbone qui prennent naissance sont employés à la formation de substances osmotiques.

Si les phénomènes de courbure dont nous avons parlé dans l'introduction de la première partie, sont réellement occasionnés par une variation dans la turgescence cellulaire, c'est nécessairement l'anatonose seule qui y entre en jeu (de Vries, **26**).

Que l'activité cellulaire intervient dans l'augmentation du pouvoir osmotique des cellules séjournant dans les solutions, Stange l'a démontré nettement. Dans des cultures faites dans des milieux différemment concentrés, à l'obscurité, les cellules augmentent leur pouvoir osmotique beaucoup moins que dans des cultures parallèles faites à la lumière. La différence constatée est due au fait qu'à l'obscurité la plante ne décompose plus l'acide carbonique de l'air et ne forme pas d'hydrates de carbone nouveaux. En effet, dans un milieu éclairé mais dépourvu de CO^2, le pouvoir osmotique n'atteint pas une valeur supérieure à celle qu'il acquiert à l'obscurité.

Dans le règne animal, il y a de nombreux exemples de l'activité propre des cellules, au point de vue osmotique

D'après Hamburger (**57**; Demoor, **17**), on ne peut, quel que soit le procédé employé, arriver à modifier la pression osmotique du plasma sanguin L'injection de solutions hypo- ou hyperisotoniques, la saignée, l'injection de pilocarpine ou d'ésérine sont autant d'opérations suivies de modifications dans la composition chimique du plasma, mais suivies aussi de réactions organiques ramenant rapidement la pression osmotique à sa valeur normale Il s'agit ici d'une réaction de l'endothélium vasculaire.

Les recherches de Heidenhain (**62**, **64**) et celles de Hamburger (**53**, **58**) attribuent aussi un rôle actif à l'endothélium dans la formation de la lymphe.

Mais l'un des exemples les plus frappants de l'activité cellulaire est bien le suivant : Heidenhain (**62**) remplit deux anses intestinales, l'une d'une solution de 2 % NaCl, l'autre d'une solution de $^1/_2$ % du même corps. Au bout d'un certain temps, les deux anses ont une concentration de 1 %. Si l'on refait la même expérience avec des anses dont les cellules ont été préalablement tuées, on ne constate aucune modification dans la concentration des solutions, preuve que les phénomènes observés en premier lieu étaient l'œuvre des cellules épithéliales de l'intestin.

La lymphe, la bile, le lait, la salive, l'urine possèdent une pression osmotique supérieure à celle du plasma sanguin. Le sang de l'homme ne contient que

0.5 ‰ d'urée, alors que son urine en contient 2 à 3 %. Suivant Hoppe-Seyler (Overton, **113**), l'urine du Chien peut en contenir jusque 10 %. La quantité de glycose, dans l'urine des diabétiques, peut s'élever à 6, 8 et 12 %, tandis qu'elle n'est que de 5, 7 et 10 ‰ dans le sang (Overton, **113**). Il est donc prouvé que les cellules des glandes jouent un rôle actif dans la sécrétion, et les faits signalés tendent à réfuter la théorie mécanique de la filtration, défendue notamment par Starling (**138**, **140**, **141**) et Cohnstein (**12**, **13**, **14**).

L'anatomie n'est d'ailleurs pas favorable non plus à cette hypothèse : elle montre que, lors de l'activité des glandes, les cellules sécrétantes se modifient et expulsent, dans les canaux glandulaires, des plasmosomes et des caryosomes.

Le travail produit par les cellules glandulaires, lors de la sécrétion, peut être considérable. C'est ainsi que Dreser (**38**) l'évalue à 37 kilogrammètres pour les cellules rénales produisant, pendant la nuit, 200 centimètres cubes d'urine d'une pression osmotique correspondant à 2.0 % NaCl, aux dépens d'un sérum sanguin d'une pression correspondant à 0.9 % NaCl.

Il n'y a pas que les produits de sécrétion qui se montrent plus riches en certaines substances que les liquides nourriciers. La musculature du nouveau-né pèse, en moyenne, 0.625 kilogramme, celle de l'adulte, en moyenne, 29.88 kilogrammes (Overton, **113**). Dans les deux cas, le pour-cent en phosphate de potassium que contiennent les muscles est sensiblement le même, mais beaucoup plus élevé que celui contenu dans la lymphe. Donc, ici encore, les cellules sont *actives;* elles *règlent* l'absorption.

Cette activité des cellules, lors de l'absorption, peut être intense : la force avec laquelle l'épithélium intestinal absorbe une solution de NaCl à 1.5 % serait, d'après Heidenhain (**63**), de 35 atmosphères.

Un liquide d'exsudation peut aussi posséder une tension plus forte que le sang. Nous avons affaire ici à des cellules qui ne sécrètent pas normalement, et la cause du phénomène doit résider en une irritation anormale. Hamburger (**55**, **56**) nous en fournit un exemple intéressant : Dans un cas d'hydropisie où le liquide possédait une tension très forte, l'examen microscopique de l'exsudat montra que celui-ci renfermait, en culture pure, une Bactérie nouvelle que l'auteur appelle *Bacterium lymphagogon*, dont les produits de sécrétion sont des lymphagogues énergiques.

Quant à la nature des corps que forme la cellule végétale lors de l'anatonose, les données précises font totalement défaut. Graham ayant attiré jadis l'attention sur la grande affinité que possèdent pour l'eau les acides organiques et leurs sels solubles, ce serait, d'après de Vries (**22**, **27**), à ces corps-là surtout que serait due la pression intracellulaire. Suivant cet auteur, les substances sucrées ne pourraient, à elles seules, être cause de la turgescence, car, vu leur coefficient isotonique faible et leur poids moléculaire élevé, elles devraient, pour occasionner les pressions existantes, se trouver dans les cellules en quantités beaucoup trop notables.

En faveur de cette hypothèse, rappelons que les cellules jeunes, très turgescentes, ont un suc cellulaire peu concentré mais à réaction généralement acide (de Vries, **22**, p. 849); qu'Aubert (**3**, **4**, pp. 52, 60) a constaté, dans les plantes grasses, le maximum de turgescence et la plus grande quantité d'eau dans les régions les plus acides; enfin, que Wiesner a remarqué qu'une feuille qui s'étiole gagne en acidité, phénomène que de Vries (**22**, p. 852) a aussi constaté sur des tiges étiolées. On a même attribué à cette augmentation en acidité, produisant une plus forte turgescence cellulaire, la grande croissance des plantes tenues à l'obscurité. Si la croissance dépendait réellement de la turgescence (Sachs, **130**, p. 762, et de Vries, **20**, p. 95), il est certain, en effet, que ce rapport ne pourrait exister qu'à condition qu'il y eût dans les cellules une formation incessante de substances osmotiques.

La substance osmotique nouvelle n'est pas nécessairement quelque chose venant s'ajouter aux corps dissous que contenait déjà le suc cellulaire et qui subsistent tels quels. Rappelons, à ce propos, une remarque énoncée par Errera (**39**, p. 11).

On sait qu'un muscle qui travaille augmente le pouvoir osmotique de ses cellules et s'enrichit en eau aux dépens du plasma sanguin. Des expériences de Miss E. Cooke, exécutées au laboratoire de Loeb, il découle notamment que le muscle gastrocnémien de la Grenouille au repos est isotonique avec une solution de 0.75 à 0.85 °/₀ NaCl, tandis que le même muscle tétanisé équivaut à une solution de 1.2 à 1.5 °/₀. Loeb (**93**) attribue cette augmentation de pouvoir osmotique à une production, dans la cellule, de substances osmotiques nouvelles. Errera, au contraire, l'explique par le dédoublement chimique de substances complexes, telles que glycogène et albuminoïdes, en substances plus simples; car, dit-il (p. 11), « toutes les substances organiques solubles étant sensiblement isotoniques, tout dédoublement de leur molécule est un doublement de pouvoir osmotique ».

Un processus analogue n'est pas, *a priori*, exclu des cellules végétales, et Went (**160**) nous en donne un exemple : la feuille de la canne à sucre contient de la saccharose, de la dextrose et de la lévulose dans les rapports 4 : 2 : 1. Le sommet de la tige contient les mêmes corps dans les rapports 0.8 : 1 : 1. La saccharose a été probablement intervertie et une molécule de saccharose donnant deux molécules de sucre interverti de même coefficient isotonique, il s'ensuit que la pression osmotique a doublé au sommet de la tige, ce qui est favorable à la croissance.

Pfeffer (**125**, p. 221) exprime aussi l'opinion qu'une variation dans la turgescence peut être le résultat de métamorphoses chimiques s'accomplissant dans la cellule et produisant des substances plus ou moins osmotiques que celles qui y préexistaient. Il est probable que ce soit un phénomène semblable qui détermine l'augmentation du pouvoir osmotique cellulaire constatée par cet auteur (**181**, p. 296) dans les cellules de jeunes racines engypsées de *Vicia fabra*, comme aussi l'accroissement du pouvoir osmotique cellulaire observé par Copeland (**180**, pp. 5 à 13, 25 et suiv.) à des températures basses.

La transformation de certains corps dissous dans le suc en d'autres, moins osmotiques, comme, par exemple, celle de l'acide malique en glycose chez les Crassulacées (Ad. Mayer, **99**; Aubert, **3**), est une des causes possibles de la diminution du pouvoir osmotique cellulaire. Par opposition à *anatonose*, nous appelons ce phénomène *catatonose* (de κατά, qui indique un mouvement descendant, et τόνωσις).

Tandis que le pouvoir osmotique d'une cellule augmente par suite de l'intraméabilité du protoplasme pour les substances en solution dans le milieu externe, réciproquement, ce pouvoir osmotique diminuera chaque fois que le protoplasme sera « extraméable », chaque fois qu'il laissera passer au dehors des substances osmotiques que le suc contient.

Hilburg (**66**, p. 38), n'ayant trouvé aucune substance d'origine cellulaire dans l'eau ou les solutions diluées dans lesquelles avaient séjourné des cellules parenchymateuses de divers bourrelets moteurs, était d'avis que la chute observée dans le pouvoir osmotique de ces cellules était due, non à une sortie de substances osmotiques, mais à la modification d'un facteur intervenant dans la turgescence.

D'après Janse (**70**, p. 391), le protoplasme des cellules de *Tradescantia discolor*, de *Curcuma rubricaulis*, de *Spirogyra*, qui s'était montré intraméable pour certaines substances, parmi lesquelles le KNO^3, le NaCl, la saccharose, n'était pas extraméable pour ces mêmes substances lorsqu'on diminuait la concentration du milieu.

Overton (**113**, p. 397), ayant obtenu un précipité dans des cellules à tanin plongées dans des solutions diluées d'alcaloïdes, vit ce précipité diminuer en importance après dilution plus marquée encore du milieu, et s'élever de nouveau à la suite d'une nouvelle augmentation de la concentration. Il attribue ces phénomènes à une sortie et à une rentrée successives de certaines quantités d'alcaloïdes.

Nombreux sont les faits qui démontrent que le protoplasme est extraméable, au moins dans certaines circonstances. D'après Nägeli (**104**, p. 91), les Levures abandonnent des matières albuminoïdes dans un milieu alcalin, des hydrates de carbone dans un milieu acide. Chez le *Drosera*, de petites quantités de matières azotées, une irritation mécanique ou une solution très diluée de carbonate d'ammonium provoquent une sécrétion par les « tentacules ». Les nectaires sécrètent des substances sucrées lesquelles, d'après Wilson (**166**), sont la cause de l'excrétion d'eau à la surface des mêmes organes. Les racines excrètent des substances diverses. Knop (**74**), dans des cultures de Maïs, remplaçant sa solution nutritive par de l'eau pure, y trouva, après vingt-cinq jours, 0.0194 de substances minérales, parmi lesquelles du potassium, du calcium, de l'acide phosphorique. Dans les mêmes conditions, le *Phaseolus* donna, après cinq jours, beaucoup de potassium, de calcium et d'ammonium sous forme de sulfates et de phosphates, de l'acide phosphorique et une substance carbonée que l'auteur suppose être de la légumine. Czapek (**15**) a montré que les racines excrètent, par leurs poils et leurs cellules superficielles, du phosphate de potassium et de l'acide carbonique. Suivant Janse (**70**,

p. 413), le liquide expulsé par les cellules du renflement moteur de *Mimosa pudica*, lors de l'excitation, a une réaction nettement acide. Dans les phénomènes d'agrégation du protoplasme que présentent les tentacules excités de *Drosera*, il semble, suivant de Vries (**31**), que les vacuoles résultant de la division de la vacuole primitive, expulsent des substances osmotiques dans la couche protoplasmique pariétale qui augmente sensiblement de volume. Lors de la cessation de l'irritation, les petites vacuoles reprennent vraisemblablement les substances qu'elles avaient lâchées, car elles augmentent peu à peu de volume pour finir par se fusionner. Stange a observé, chez le *Cochlearia* cultivé dans 0.42 Pm. °/₀ NaCl, une excrétion de sel par la surface foliaire, et un phénomène semblable chez *Phaseolus* cultivé dans une solution de KNO^3. D'après Volkens (**153**, p. 28), certaines plantes des déserts excrètent par leurs feuilles du chlorure de sodium ainsi que des sels de magnésium et de calcium.

Un grand nombre de phénomènes (voir Pfeffer, **118**, pp. 65 et suiv. ; **119**, pp. 112 et suiv., 153 et suiv. ; Sachs, **178**, p. 305) ne s'expliquent guère sans l'extraméabilité du protoplasme : telles la circulation des substances nutritives de cellule à cellule, la nutrition de l'embryon aux dépens de matières contenues dans les cellules de l'albumen, la production d'alcool par les Levures, d'acide carbonique lors de la respiration des végétaux, de sels de calcium qui incrustent les parois de *Chara*, de diverses Algues, de certaines espèces de *Potamogeton* et de *Saxifraga*.

Dans la présente partie du travail, nous recherchons dans quelle mesure les différents facteurs qui viennent d'être signalés interviennent dans les phénomènes d'augmentation et de diminution du pouvoir osmotique cellulaire, décrits dans la première partie.

CHAPITRE V.

AUGMENTATION DU POUVOIR OSMOTIQUE.

§ 1. — *Variation du volume cellulaire.*

Pour ce qui est de la diminution du volume cellulaire, nous ne l'avons observée que dans les cas de plasmolyse. Partout ailleurs, au contraire, une augmentation du volume de la cellule coexistait avec l'augmentation de son pouvoir osmotique. Sur les bords des coupes, nous avons vu partout les portions libres des membranes cellulaires se bomber sous l'influence de l'accroissement de la pression interne, les angles devenir beaucoup plus grands, parfois même disparaître complètement, de sorte que la cellule tendait à se rapprocher de la forme sphérique. Si ce phénomène ne se présentait pas dès les premiers moments du séjour des coupes dans les solutions, au moins était-il général quand les cellules avaient acquis leur pouvoir osmotique définitif. Alors aussi, en faisant mouvoir la vis micrométrique du microscope, on pouvait constater que les cellules étaient réellement gonflées : l'épiderme de *Tradescantia*, d'*Allium*, de *Symphoricarpus* ou d'*Elodea* ne présentait plus une surface plane, comme c'est le cas normalement, mais une surface bosselée, chaque élévation correspondant à une cellule.

Restent donc deux causes à examiner pour l'augmentation du pouvoir osmotique : l'intraméabilité et l'anatonose.

§ 2. — *Intraméabilité.*

a. — **Tradescantia.**

$NaNO^3$ et KNO^3. — Pour déceler la présence de nitrates dans la cellule, nous recourons au réactif de Molisch, tel que Janse (**70**, p. 346) l'a employé dans ses recherches, c'est-à-dire en solution de 1 décigramme de diphénylamine dans 10 centimètres cubes de H^2SO^4 concentré. Avant de soumettre les coupes à l'action du réactif, elles sont soigneusement lavées, afin de les débarrasser de toute trace de nitrate y adhérente. Dans ce but, elles sont abandonnées, pendant plusieurs heures, et agitées de temps en temps, dans des solutions de NaCl ou de saccharose isotoniques avec les solutions de nitrates d'où on les retire. Les solutions servant à laver les coupes sont employées en grandes quantités, de sorte qu'elles ne donnent, après le lavage, aucune réaction en présence du sulfate de diphénylamine. Faisons remarquer, une fois pour toutes, que ce procédé de lavage des coupes dans des solutions isotoniques a été employé chaque fois qu'il s'agissait de constater, par les réactifs, l'intraméabilité du protoplasme pour un corps quelconque.

Les cellules de *Tradescantia*, retirées des solutions de KNO^3 ou de $NaNO^3$ et traitées comme il vient d'être dit, donnent partout la réaction des nitrates. La réaction se manifeste aussi dans les cellules plasmolysées ou en voie de plasmolyse. Elle est déjà très nette dans les cellules qui n'ont séjourné que quelques instants dans les solutions. La coloration bleue caractéristique est d'autant plus intense que la solution de nitrate était plus concentrée.

Il est essentiel de savoir si c'est bien le suc cellulaire qui donne la réaction. Celle-ci n'est pas, à coup sûr, causée par le liquide de lavage encore adhérent aux coupes, puisque, comme nous l'avons fait remarquer, ce liquide ne donne aucune réaction en présence du sulfate de diphénylamine. On a démontré que le sulfate de diphénylamine peut donner une coloration bleue sous l'influence de l'O de l'air. Il n'est pas probable que ce soit là la cause des réactions observées ici, puisqu'une goutte du réactif, laissée pendant des heures à l'air libre, ne présente, au microscope, aucune coloration appréciable. D'ailleurs, si la coloration bleue était due à l'action de l'oxygène, comment expliquer alors la différence de coloration d'après la concentration du milieu, ou, ce qui revient au même, d'après le pouvoir osmotique des cellules? La réaction est donc bien due à la présence d'un nitrate et celui-ci existe bien dans le suc cellulaire, vu que la réaction ne se manifeste pas immédiatement après qu'on a mis les coupes dans le réactif, mais seulement après que les cellules ont été visiblement tuées par l'acide. La vacuole laisse alors échapper son contenu, lequel ne se colore qu'au contact du réactif.

Les cellules normales de *Tradescantia* sont très riches en potassium, comme le montre leur traitement par le chlorure de platine. En tuant les coupes par la chaleur, dans ce réactif, on obtient à l'intérieur des cellules un beau précipité de chlorure double de potassium et de platine.

Il ne nous a donc pas été possible de déterminer si le potassium du KNO^3 pénètre au travers du protoplasme. Pourtant, si l'on considère que l'acide nitrique libre est nuisible à la cellule, on peut admettre *a priori* que K passe réellement à l'intérieur de la cellule en même temps que KNO^3. Ceci est d'autant plus probable que dans le cas de $NaNO^3$, il nous a été possible de déceler dans les cellules la présence du sodium par la méthode de Schimper (**133**, p. 215), qui consiste à traiter les coupes, réduites en cendres, par une solution d'acétate d'urane à 5 °/₀ qu'on laisse s'évaporer. Il y a formation de cristaux d'acétate double d'urane et de sodium. Tout au plus une minime quantité d'acide libre pourrait être employée à rendre acide le phosphate de calcium qui existe dans les cellules de *Tradescantia* en quantité notable. Le molybdate d'ammonium dans l'acide nitrique — réactif préparé d'après la recette de Zimmermann (**170**, p. 51) — donne, en effet, un précipité compact qui se charge de la matière colorante du suc.

KCl et NaCl. — Le nitrate d'argent donne un précipité de chlorure d'argent soluble dans AzH^3, *à l'intérieur de la cellule*, lorsqu'on tue celle-ci dans le réactif par la chaleur. Dans le cas de NaCl, l'acétate d'urane nous a encore donné ici parfois les cristaux d'acétate double d'urane et de sodium. Le Cl et le Na entrent donc simultanément dans la cellule. Cela résulte d'ailleurs déjà des analyses que fit Storp (**142**) des cendres de plantes cultivées dans $0^{gr}8$ NaCl par litre, où il trouva 6.31 °/₀ Cl de plus que dans celles obtenues dans l'eau distillée, et en tout 10.83 Cl et 8.94 Na^2O.

K^2SO^4. — On obtient un précipité cristallin abondant, *à l'intérieur de la cellule,* lorsqu'on tue celle-ci dans le chlorure de baryum chauffé ou dans ce réactif à froid, additionné d'une trace d'iode ou de $HgCl^2$. Il est très probable que dans les cas des deux chlorures et du sulfate, la perméabilité est, comme pour les nitrates, d'autant plus marquée que le milieu est plus concentré. Nous n'avons pu cependant nous en rendre compte, la distinction quantitative des précipités obtenus par les réactifs n'étant guère possible.

Saccharose. — Dans les cellules ayant séjourné dans des solutions de saccharose, nous avons essayé, sans résultat, de déceler cette substance au moyen de divers réactifs : celui de Trommer ($CuSO^4 + KHO$), dans lequel les cellules qui contiennent de la saccharose prennent une coloration bleue; celui de Molisch (α-naphtol ou thymol + H^2SO^4), qui colore les solutions d'hydrates de carbone en rouge; le camphre + H^2SO^4, réactif qui, en présence de saccharose, donne une coloration identique. Nous avons aussi, sans plus de succès, employé la méthode de Papasogli (**114**), qui consiste à traiter les coupes par une goutte de $Co(NO^3)^2$ à 5 °/₀, à laquelle on ajoute un léger excès de NaOH à 50 °/₀. En présence de saccharose, on obtient, par cette dernière méthode, une coloration violet-améthyste assez persistante.

Glycose.— La liqueur cupro-potassique de Fehling ne s'est trouvée réduite dans aucun cas et jamais aussi un précipité d'oxyde cuivreux n'était obtenu dans la cellule par le procédé de Trommer.

Nous avons aussi essayé le réactif d'Ost, lequel renferme du sulfate de cuivre, du carbonate de potassium et du bicarbonate de potassium, ce dernier en excès. Ce réactif, d'après l'inventeur, présente plusieurs avantages sur la liqueur de Fehling (Schmoeger, **134**), notamment celui de donner, pour une même quantité de glycose, un précipité une fois et demie à deux fois plus volumineux d'oxydule de cuivre. Il n'a pas mis en évidence, dans les cellules, la moindre trace de cet hydrate de carbone.

Nous avons obtenu un résultat tout aussi négatif en faisant bouillir les coupes dans le réactif de Barfoed, solution aqueuse d'acétate neutre de cuivre, laquelle, en présence de glycose, donne, après un long repos, un précipité rouge (Poulsen, **127**, p. 91).

b. — **Allium.**

KNO^3. — Toutes les cellules soumises à l'expérience dans des solutions de cette substance ont donné, en présence du sulfate de diphénylamine, une réaction nette et d'autant plus marquée que le milieu était plus concentré.

La cellule normale contient du potassium, mais celle dont le pouvoir osmotique s'est notablement accru dans une solution de KNO^3, en contient davantage : le traitement au chlorure de platine le démontre.

c. — **Symphoricarpus.**

KNO^3. — Le réactif des nitrates donne encore une réaction dans toutes les cellules sortant de solutions de KNO^3.

d. — **Spirogyra.**

KNO^3. — Ce sel pénètre ici avec une telle facilité au travers du protoplasme, qu'on ne peut l'employer dans la détermination exacte du pouvoir osmotique cellulaire. Ainsi 180-190 millièmes Pm. KNO^3 produisent seulement un début de plasmolyse, alors qu'avec les solutions de saccharose, on trouve pour le pouvoir osmotique des cellules une valeur de 150 millièmes Pm. KNO^3.

Saccharose. — De tous les réactifs employés (voir plus haut), aucun n'a mis en évidence la présence de saccharose dans les cellules ayant séjourné dans des solutions de cette substance.

§ 3. — *Anatonose.*

a. — **Tradescantia.**

Absorption et transformation probables de la saccharose et de la glycose. — De ce qui précède, il résulte que si la saccharose entre dans la cellule de *Tradescantia*, elle y est aussitôt transformée, et que si le protoplasme est perméable pour la glycose, ce corps aussi subit dans la cellule une transformation. Les expériences de Böhm, Arth. Meyer et Laurent, dont il a été question dans l'introduction, montrent d'ailleurs que la cellule est capable de transformer certains hydrates de carbone, parmi lesquels les deux dont il est ici question.

Solubilité de l'oxalate de calcium. — Il arrive que des cellules normales de *Tradescantia* contiennent des cristaux d'oxalate de calcium. Lorsqu'on met pareilles cellules dans des solutions assez concentrées, on assiste à une dissolution graduelle de l'oxalate, lequel intervient ainsi dans la production de l'excès osmotique en même temps que les substances dont le suc s'enrichit par suite de l'intraméabilité du protoplasme. Dans les solutions salines, la dissolution ne se fait pas toujours complètement : il subsiste souvent des cristaux réduits à de fines paillettes.

Cette dissolution n'est pas un effet de l'augmentation de la pression interne, car des cristaux d'oxalate de calcium précipités en milieu gélatineux, et par conséquent très petits, ne se dissolvent pas dans l'eau sous une pression de cinq atmosphères, l'eau contenant 5 °/₀ d'oxalate. L'expérience a été faite au moyen du dispositif figuré ci-contre. La pression a d'ailleurs une influence très faible sur la solubilité des sels ; tantôt elle l'augmente, tantôt elle la diminue [voir Nernst (**105**, p. 316), Ostwald (**109**, p. 1044)].

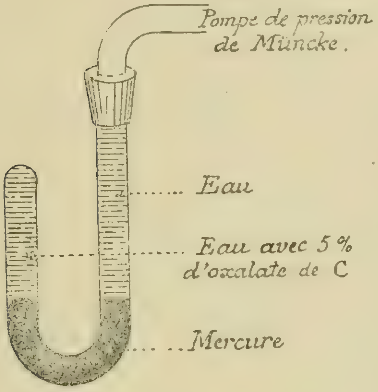


FIG. 4.

Pour expliquer la disparition des cristaux d'oxalate de calcium, il faut donc admettre une augmentation de l'acidité du suc cellulaire, lequel rougit le papier bleu de tournesol. De nombreux faits prouvent que l'oxalate de calcium est soluble dans d'autres acides que HCl. Les dosages faits par Kraus (**84**) de l'oxalate de calcium cristallisé contenu dans l'écorce de certaines plantes, montrent que la quantité de ce sel diminue notablement au printemps, lors du développement des bourgeons. Suivant cet auteur (**85**, p. 56), l'oxalate de calcium cristallisé disparaît dans des *Rumex* cultivés à l'obscurité, dans un milieu dépourvu de calcium. L'oxalate de calcium jouerait donc ici le rôle d'une réserve nutritive. Belzung (**6**) lui attribue la même fonction dans les graines de *Lupinus albus* et, d'après Kraus (**83**), le malate de calcium constituerait une réserve analogue chez le *Bryophyllum*. Les expériences de ce botaniste (**85**, p. 60) prouvent encore que l'oxalate de calcium cristallisé se dissout dans des solutions très diluées d'acides organiques : $^1/_{10}$, $^1/_{100}$ et même $^1/_{1000}$ % d'acide citrique, tartrique, malique, succinique, fumarique, de même que dans 0.1 à 0.01 % de sels de potassium ou d'ammonium et dans des solutions de certains sels acides organiques. Nous avons, de notre côté, assisté à la dissolution des cristaux d'oxalate de calcium précipités par des cellules de *Tradescantia* tuées, dans 5 % d'acide citrique, d'acide malique et d'acide oxalique.

Toute cellule serait donc capable de dissoudre de l'oxalate de Ca ou d'en tenir en solution. Scheibler a d'ailleurs assisté à la dissolution de ce sel, cristallisé, dans le suc de Betterave (Belzung), Franck (**45**, p. 181) dans les cellules à mucilage de bulbes d'Orchidées, Sorauer (**136**, p. 156) dans la Pomme de terre arrivée à un certain âge, Pfeffer (**118**, p. 303, note) et Kohl (**77**) dans les cotylédons du *Lupinus*. Schimper (**132**, p. 99) admet une migration de l'oxalate de calcium des parties vertes des feuilles panachées d'*Acer* vers les parties dépourvues de chlorophylle.

Formation d'acide oxalique. — Quel est l'acide par lequel les cellules de *Tradescantia* augmentent leur pouvoir osmotique ? Pour trouver une réponse à cette question, une analyse du suc cellulaire normal au point de vue des acides s'imposait. Dans ce but, nous nous sommes servi de la méthode suivie par Aubert (**3**, p. 370) dans la recherche des acides des plantes grasses.

Le suc cellulaire exprimé des feuilles de *Tradescantia* par trituration, est filtré, puis traité par l'acétate de plomb. Le précipité plombique, bien lavé, est mis en suspension dans l'eau et traité par un courant de H^2S jusqu'à sulfuration complète du plomb. On filtre. On traite une partie refroidie par l'eau de chaux.

- I. Il y a un précipité. On traite par l'acide acétique dilué.
  - 1. Précipité insoluble. . . . Acide oxalique.
  - 2. Précipité soluble. Une partie du précipité est traitée par une solution de AzH^4Cl.
    - *a.* Précipité insoluble. Acide racémique.
    - *b.* Précipité soluble. Acide tartrique.

II. Pas de précipité à froid. On fait bouillir la liqueur.	1 Un précipité apparaît . .	Acide citrique.
	2. Pas de précipité. La liqueur, additionnée de deux volumes d'alcool, précipite en blanc	Ac. malique ou isomal.

Nous n'avons pu, de cette manière, déceler nettement, dans le suc cellulaire normal de *Tradescantia*, que l'acide malique. La dissolution du précipité plombique dans l'acide acétique dilué à 50°-70° (Beilstein, **7**, I, p. 742) prouve d'ailleurs que ce précipité est du malate de plomb. Dans un cas seulement nous avons constaté des traces d'acide oxalique.

Est-ce par une augmentation de la quantité d'acide malique contenue dans la cellule que celle-ci augmente son pouvoir osmotique? Pour nous en assurer, nous avons refait, à diverses reprises, l'analyse du suc cellulaire, au point de vue des acides, de feuilles de *Tradescantia* qui avaient séjourné pendant trois, quatre et cinq jours dans des solutions de saccharose isotoniques avec des solutions de 110, 150, 200 millièmes Pm. KNO^3. Afin de faciliter l'excitation osmotique sur toutes les cellules, les feuilles étaient découpées en lanières assez étroites. Dans chaque analyse, nous avons constaté la présence d'acide oxalique, alors que les feuilles normales n'en contenaient pas trace. Les feuilles qui avaient séjourné dans des solutions de NaCl isotoniques avec 200 à 250 millièmes Pm. KNO^3, contenaient aussi de l'acide oxalique, mais en quantités minimes. Dans les deux cas, cet acide pouvait être mis en évidence microchimiquement par la précipitation de cristaux d'oxalate d'argent au moyen d'une solution neutre de $AgAzO^3$. La réaction était surtout nette si l'on additionnait le mélange d'alcool (H. Behrens, **5**, Heft IV, p. 41).

Chez les cellules de *Tradescantia*, le corps osmotique nouveau est donc l'acide oxalique ainsi que l'oxalate de calcium, là où cette substance passe de l'état cristallisé à l'état dissous par suite même de la formation nouvelle d'acide. Que le *Tradescantia* est capable de former de l'acide oxalique, cela résulte encore d'une observation de Warlich (**155**), qui constata la présence d'acide oxalique libre dans des pieds cultivés dans un milieu dépourvu de calcium.

Lorsqu'on tue une cellule normale de *Tradescantia* ou bien une cellule ayant séjourné dans une solution, il y a précipitation de cristaux d'oxalate de calcium. Il est donc probable que le suc cellulaire contient de l'oxalate de calcium en solution, grâce à l'acide malique, lequel est sans doute neutralisé, lors de la mort, par les phosphates du protoplasme, à réaction alcaline. Ce précipité ne résulte pas, en effet, de l'action de l'acide oxalique, éventuellement présent dans le suc, sur le phosphate de calcium du protoplasme, car les cellules de la gaine foliaire de *Begonia manicata*, lesquelles contiennent de l'acide oxalique presque totalement libre (de Vries, **28**, p. 581), ne présentent pas le phénomène.

Dans nos analyses du suc cellulaire, nous avons aussi fait usage de la méthode de Brunner (**9**).

On ajoute à la dissolution, faiblement ammoniacale, du AzH^4Cl et du $CaCl^2$. On laisse reposer le mélange pendant quelque temps :

I. Pas de précipité. On ajoute au liquide filtré le $^1/_3$ de son volume d'alcool et on filtre de nouveau. On lave le résidu à l'alcool et on dissout le précipité dans un peu d'acide chlorhydrique. On sature par AzH^3 et on fait bouillir.	1. *Précipité blanc.* . . . . Insoluble dans NaHO, mais soluble dans AzH^4Cl.	Acide citrique.
	2. *Pas de précipité.* On ajoute de l'alcool : précipité de malate de Ca ; ou bien : on ajoute de l'acétate de Pb lequel, par la chaleur, forme une masse gommeuse.	Acide malique.
II. Précipité blanc. On lave le précipité et on agite avec NaHO à froid.	1. *Un précipité subsiste.* Insoluble dans l'acide acétique, soluble dans l'acide chlorhydrique.	Acide oxalique.
	2. *Le précipité disparaît.* La solution alcaline chauffée donne un précipité blanc gélatineux.	Acide tartrique.

Ce procédé nous a fourni les mêmes résultats que ceux décrits précédemment.

Avantages de la production d'acide oxalique comme substance osmotique. — Pourquoi la cellule de *Tradescantia* fabrique-t-elle de l'acide oxalique de préférence à une nouvelle quantité d'acide malique? Très probablement parce que la production d'acide oxalique est accompagnée d'une augmentation notablement plus forte du pouvoir osmotique cellulaire. En effet, si nous admettons que l'acide oxalique peut se former aux dépens de glycose, — ce qui est d'ailleurs très vraisemblable (de Vries, **28**, p. 582), — une molécule, $C^6H^{12}O^6$, de ce dernier corps peut donner, en présence d'une quantité suffisante d'oxygène, trois molécules d'acide oxalique, tandis qu'elle donne des quantités moindres de tout autre acide organique, si nous exceptons l'acide formique, qui est toxique :

1	molécule d'acide citrique	$C^6H^8O^7$.
1 ½	— malique.	$C^4H^6O^5$.
1 ½	— tartrique	$C^4H^6O^6$.
3	molécules d'acide oxalique	$C^2H^2O^4$.

Si l'on considère que tous ces acides ont, par molécule, le même coefficient isotonique que la glycose, il en résulte que par la transformation de la glycose en acide oxalique, la quantité dont s'accroît le pouvoir osmotique cellulaire est trois fois plus grande que celle résultant d'une simple perméabilité du protoplasme pour ce corps. La formation d'acide oxalique permet donc à la cellule de s'assurer un pouvoir osmotique élevé avec une quantité relativement restreinte de substance organique.

L'élévation du pouvoir osmotique cellulaire, par la formation d'acide oxalique, sera encore plus forte si cet acide se combine au potassium. La molécule $C^2K^2O^4$ a, en effet, un coefficient isotonique environ double de celui de la molécule d'acide oxalique libre.

Un autre avantage de la formation de l'acide oxalique, comme substance osmotique, est sa grande affinité pour l'eau.

Il résulte des recherches de Giessler (**48**) que l'acide oxalique est, en général, localisé dans l'épiderme ou, tout au moins, dans les tissus périphériques. L'auteur admet, avec plusieurs autres botanistes, que cet acide remplit essentiellement un rôle de protection contre les attaques des limaces, pucerons, etc., mais il ajoute, avec raison, que cette fonction n'en exclut pas nécessairement d'autres;

il rappelle à ce propos l'utilité de la présence de l'acide oxalique dans l'épiderme au point de vue du rôle qu'attribuent à ce tissu Vesque et Westermaier (**162**, p. 43), notamment la conservation de l'humidité dans les cellules subépidermiques.

D'après Hildebrand (**67**), les *Begonia* succulents se rencontrent surtout dans les endroits secs. Il est certain que l'acide oxalique que ces plantes contiennent en grandes quantités a ici pour fonction spéciale la protection contre une trop grande déperdition d'eau.

Les plantes qui ont un suc cellulaire très acide sont, par le fait même, protégées contre une grande transpiration. Aussi sont-elles dépourvues de poils, lesquels, chez un grand nombre de végétaux, ont pour but de limiter une perte d'eau trop considérable. Les tissus périphériques y sont aussi beaucoup moins épais.

Chez les plantes à suc cellulaire faiblement acide, on trouve, au contraire, des poils, des membranes épaisses, la formation d'un périderme. Quelques *Begonia* même, d'après Westermaier (**162**), ont l'épiderme pourvu d'épaississements collenchymateux empêchant les cellules de se recroqueviller lors d'une transpiration intense.

Transformation de l'amidon. — Dans les cas de solutions de glycose et de saccharose, l'acide oxalique dérive très probablement, en tout ou en partie, de ces substances, lesquelles entreraient dans les cellules pour y être aussitôt transformées (de Vries, **28**; Stange).

S'agit-il de solutions salines, l'acide peut encore, très vraisemblablement, se former aux dépens des hydrates de carbone de réserve de la cellule, et notamment de l'amidon. En opérant sur des cellules de *Tradescantia* avec grains d'amidon dans les leucoplastes, on voit, en effet, disparaître la substance amylacée chaque fois que la cellule augmente notablement son pouvoir osmotique.

b. — Elodea canadensis et Potamogeton densus.

Transformation de l'amidon. — Dans les feuilles séjournant dans des solutions de KNO^3 et de NaCl assez concentrées, on assiste ici, comme chez le *Tradescantia*, à une transformation de l'amidon.

Elle n'a pas lieu dans des solutions de saccharose ou de glycose où, au contraire, les cellules s'enrichissent en substance amylacée. En quoi consiste réellement le phénomène dont il est ici question? Nous avons tâché d'éclaircir ce problème en opérant sur des cellules du parenchyme foliaire de

c. — **Stratiotes aloides**.

Transformation de l'amidon. — Dans des cellules fortement plasmolysées dans des solutions de KNO^3, ainsi que dans des protoplastes isolés dans ces mêmes solutions par le procédé de af Klercker (**73**), nous avons vu les grains amylacés perdre peu à peu leur forme primitive, former des masses devenant de plus en plus fluides et finissant par se diffuser. Quelque temps après, des cristaux d'oxalate de calcium apparurent dans le suc cellulaire en plus ou moins grande quantité.

Les masses fluides provenant de l'amidon sont de la glycose, car, au moment de leur apparition, on obtient, dans la cellule, la réaction caractéristique de cette substance, alors que celle-ci fait défaut dans les cellules normales.

Selon toute probabilité, la transformation de l'amidon en glycose est une étape vers la formation d'acide oxalique, et peut-être la précipitation ultérieure d'oxalate de calcium a-t-elle pour but de rendre inactif, au point de vue osmotique, l'excès d'acide formé.

La dilution notable du milieu salin ou sucré provoque, elle aussi, dans les cellules de *Stratiotes*, une précipitation de cristaux d'oxalate de calcium. Nous croyons que les cristaux obtenus par af Klercker (**73**) dans les mêmes cellules, après dilution d'une solution de saccharose, sont de l'oxalate de calcium et non de la saccharose, comme cet auteur l'admet.

Après tout cela, il est bien permis de croire que si, suivant Schimper (Stange) et Lesage (**90**, p. 673), il se produit un arrêt dans la formation de l'amidon chez les plantes cultivées en milieux riches en sels, c'est très probablement, comme d'ailleurs ce dernier auteur l'admet sans pourtant se baser sur aucun fait expérimental, que les hydrates de carbone formés lors de la décomposition de CO^2 sont employés à la formation de substances osmotiques.

d. — **Allium.**

Le pouvoir osmotique des cellules épidermiques des écailles du bulbe varie d'après leur âge. Dans le bulbe qui vient d'être récolté, ce pouvoir osmotique peut dépasser 300 *is*, tandis que dans le bulbe conservé jusqu'en juin, par exemple, il peut descendre jusqu'à 180 *is*. Nous attribuons ceci au fait que certaines substances intervenant dans la pression osmotique du suc disparaissent, utilisées qu'elles sont par la cellule. C'est ainsi que les cellules épidermiques du bulbe jeune donnent une réaction nette en présence du réactif de Molisch (thymol ou α-naphtol + H^2SO^4), laquelle perd d'autant plus en intensité que le bulbe avance en âge.

Cette réaction tend à prouver l'existence, dans les cellules, d'hydrates de carbone solubles, bien qu'elle puisse aussi se produire en présence d'autres substances, notamment les albuminoïdes (voir à ce sujet Nickel, **106**, p. 32).

Suivant A. Meyer (Bokorny, **173**, p. 231), en effet, l'*Allium* de même qu'un grand nombre d'autres Liliacées contiennent, à défaut d'amidon, de fortes quantités de substances sucrées, en grande partie réductrices, et dans Husemann (**68**, p. 365) nous trouvons mentionnée la saccharose parmi les corps existant dans cette plante.

Les hydrates de carbone non assimilables et solubles contenus dans les bulbes de l'*Allium* à l'état de vie ralentie sont, d'après Chevastelon (**11**, p. 36), lévogyres et non réducteurs. Il y existerait une inuline spéciale, capable de fermenter en présence d'une levure alcoolique et ne précipitant pas par l'eau de baryte en excès ou par l'alcool.

Dans tous les cas, nous avons obtenu, dans les cellules employées, une réduction sensible de la liqueur de Fehling. Nous avons aussi réussi à y déceler microchimiquement de la saccharose.

Dans des cellules à pouvoir osmotique normal de 300 *is* et qui ont acquis dans les solutions leur pouvoir osmotique définitif, les réactifs de la saccharose ne donnent plus de réaction à partir d'une certaine concentration où la substance qui, normalement, réagissait en présence de ces réactifs, a donc disparu et s'est très probablement transformée en un corps plus osmotique. L'anatonose y marche encore de pair avec l'intraméabilité. Mais dans les solutions diluées, l'anatonose doit se manifester de moins en moins à mesure que la concentration diminue, et très probablement ne plus exister du tout dans les solutions de concentration très faible.

Les cellules retirées des solutions où la saccharose a disparu, donnent, lorsqu'on les traite par le Fehling, une quantité d'oxydule de cuivre notablement plus forte que les cellules normales. Quant à la réaction de Molisch, elle reste toujours également nette. Il est donc probable que le corps nouvellement formé soit de la glycose, bien que la réduction de la liqueur cupro-potassique n'appartienne pas exclusivement à cette substance. Plusieurs autres corps (1), des acides organiques notamment, jouissent de la même propriété.

La saccharose et la glycose possèdent, il est vrai, sensiblement le même coefficient isotonique. Mais le poids moléculaire de la première substance valant presque le double de celui de la seconde, il s'ensuit qu'à poids égal dans un même volume de solution, la glycose occasionne une pression osmotique à peu près deux fois aussi intense que la saccharose.

Il résulte de ces faits que lorsque la cellule dispose en elle de substances qui, par une transformation appropriée, peuvent intervenir dans l'accroissement de son pouvoir osmotique, l'intraméabilité est néanmoins le phénomène primordial auquel l'anatonose vient suppléer au besoin. En d'autres termes, il y a un minimum d'excitation osmotique pour lequel l'anatonose commence à se manifester, tandis que l'intraméabilité se manifeste déjà à l'égard des solutions externes les plus faibles.

---

(1) Outre la glycose et les glycosides, beaucoup de combinaisons réduisent la liqueur de Fehling. Il existe inversement bon nombre de glycosides, très riches en glycose, qui n'agissent pas sur ce réactif. Cela peut même être le cas pour des glycosides dont la dernière partie est également réductrice (Lidforss, **91**, p. 412).

c. — **Symphoricarpus.**

Nous trouvons ici une nouvelle application de la règle que nous venons d'énoncer. Les cellules contiennent encore une substance donnant une coloration en présence du thymol ou de l'α-naphtol + H^2SO^4 et qui diminue en quantité dans les solutions de KNO^3 comme dans celles de glycose, à partir d'une certaine concentration, tandis que KNO^3 pénètre partout. Les cellules donnent, lorsqu'on les tue, comme celles de *Tradescantia*, un précipité d'oxalate de calcium. La précipitation n'intéresse cependant pas toutes les cellules. Rappelons à ce propos que Schimper (**132**) admet que plusieurs cellules peuvent posséder un centre de cristallisation commun.

Comme les cellules de *Tradescantia*, celles de *Symphoricarpus* contiennent probablement en solution, dans leur suc, de l'oxalate de calcium, grâce à un acide que nous n'avons pas déterminé. Le corps osmotique nouveau dérive sans doute de la substance réagissant en présence du réactif de Molisch.

Déductions. — Il résulte de ce chapitre que le protoplasme est perméable pour toutes les substances salines employées dans nos expériences et, très probablement aussi, pour la saccharose et la glycose. Après tous les cas de perméabilité déjà constatés jusqu'aujourd'hui, nous sommes loin de pouvoir admettre, avec Nägeli (**103**), une absolue semi-perméabilité du protoplasme. Pfeffer (**126**) admet même que les propriétés osmotiques du protoplasme peuvent être modifiées par plusieurs causes, telles que le contact de substances nutritives ou d'excitants chimiques, et de Vries (**21**) ainsi que Pringsheim (**128**) ont démontré que les membranes précipitées, auxquelles on compare souvent la couche protoplasmique, ne sont pas non plus absolument semi-perméables.

La perméabilité, nous l'avons vu, est d'autant plus prononcée que le milieu extérieur est plus concentré. Chose assez inattendue, elle se manifeste aussi dans les solutions à pouvoir osmotique moins élevé que celui de la cellule, ce qui occasionne dans celle-ci une élévation du pouvoir osmotique après qu'il a subi une baisse par suite de l'absorption, par la cellule, d'une certaine quantité d'eau.

Le fait de la diminution du pouvoir osmotique dans les premiers moments du séjour des cellules dans ces solutions montre que la « sève » de la plante possède elle-même un pouvoir osmotique appréciable. La perte d'eau que subit le végétal par suite de la transpiration tend à concentrer cette sève et, conséquemment, à élever davantage le pouvoir osmotique des cellules. Or, plus la pression osmotique des cellules est grande, plus est active la transpiration (Dixon, **36**, **37**). L'augmentation du pouvoir osmotique en question amène ainsi dans la plante un courant plus intense de la solution très diluée puisée dans le sol. Au contact de cette solution, grâce à un phénomène purement *physique*, les cellules absorbent de l'eau et, comme il découle de nos expériences, cette absorption est immédiatement suivie de l'intraméabilité du protoplasme pour les substances dissoutes, phénomène *physiologique* qui assure l'existence du rapport entre la pression osmotique du milieu et celle du suc cellulaire, tel que l'exige la loi de Weber. L'anatonose n'intervient pas lorsqu'il s'agit de solutions aussi diluées que la sève.

Tout ceci est très important, tant au point de vue de la nutrition, qui n'est possible que grâce à l'intraméabilité, qu'au point de vue de la conservation des matériaux de réserve aux dépens desquels, lors de l'anatonose, se forment les substances osmotiques nouvelles.

CHAPITRE VI.

DIMINUTION DU POUVOIR OSMOTIQUE

§ 1. — *Absorption d'eau par la cellule.*

L'absorption d'eau est un moyen très simple pour la cellule de diminuer son pouvoir osmotique. Seulement, la distension de la cellule a des limites, et lorsqu'on la transporte d'une solution assez concentrée dans une autre qui l'est beaucoup moins, la simple pénétration d'eau ne peut plus suffire à faire baisser suffisamment son pouvoir osmotique. L'extraméabilité ou la catatonose, ou encore les deux phénomènes à la fois, doivent alors nécessairement intervenir.

§ 2. — *Extraméabilité.*

Par la dilution à divers degrés des solutions initiales, nous n'avons, en aucun cas, pu mettre en évidence une extraméabilité du protoplasme pour les substances salines auxquelles il avait livré passage lors de l'augmentation du pouvoir osmotique cellulaire. Pour les nitrates, ceux de tous les sels employés dont la présence peut le mieux se déceler dans les cellules, la réaction à l'aide du sulfate de diphénylamine reste toujours également nette, quel que soit le degré de dilution des solutions, quel que soit aussi le temps pendant lequel les cellules séjournent dans les solutions diluées.

§ 3. — *Catatonose.*

En transportant les cellules de *Tradescantia* d'une solution concentrée, saline ou sucrée, dans une autre beaucoup plus diluée, on assiste souvent à une précipitation, dans le suc cellulaire, de cristaux d'oxalate de calcium. Cette précipitation est d'autant moins forte que la différence de concentration entre les deux solutions est moins notable, que la diminution du pouvoir osmotique est donc plus faible; et lorsque cette différence se rapproche de zéro, la précipitation n'a plus lieu.

Ce fait démontre une fois de plus que du degré d'acidité du suc cellulaire dépend, sinon uniquement, du moins en très grande partie, la valeur du pouvoir osmotique des cellules de *Tradescantia*. Lorsqu'il s'agit d'augmenter le pouvoir osmotique, la cellule crée de l'acide oxalique. Lorsque le pouvoir osmotique doit diminuer, une certaine quantité d'acide est rendue inactive sous la forme d'un sel insoluble ou, lorsque le suc contenait de l'oxalate de Ca en dissolution, il se précipite en tout ou en partie, suivant la dilution de la solution initiale. Et ce phénomène ne se produit pas seulement expérimentalement, mais encore naturellement, puisque les cellules normales à cristaux d'oxalate de calcium, dont nous parlions plus haut, ont, en général, un pouvoir osmotique inférieur aux autres. C'est ainsi que, dans certains cas, nous avons déterminé le pouvoir osmotique de ces cellules comme étant de 90 millièmes Pm. $NaNO^3$ seulement.

Les cristaux ainsi précipités par suite d'une diminution du pouvoir osmotique cellulaire sont redissous lorsqu'on force la cellule à élever de nouveau son pouvoir osmotique. L'oxalate de calcium nous apparaît donc comme une substance jouant un grand rôle dans les variations du pouvoir osmotique de la cellule de *Tradescantia*, d'après la concentration du milieu. Par sa dissolution et sa précipitation successives, la cellule dispose d'un moyen simple et économique pour régler son pouvoir osmotique d'après cette concentration.

Une précipitation d'oxalate de calcium se produit aussi dans les cellules de *Symphoricarpus* qui diminuent notablement leur pouvoir osmotique. Le précipité se produit tout d'abord sous la forme de granules, et ces cristallites se réunissent par places pour former des cristaux plus grands. Tout ce que nous disions, il y a un instant, à propos des cellules de *Tradescantia*, s'applique aux cellules de *Symphoricarpus*, sauf que nous faisons encore des réserves quant à la nature de l'acide qui entre ici en jeu.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les cellules végétales réagissent à la concentration du milieu.

La réaction consiste en une modification du pouvoir osmotique cellulaire.

Le pouvoir osmotique est *minimum* pour une excitation osmotique nulle dans l'eau distillée. Dans des milieux différemment concentrés, le pouvoir osmotique surpasse d'autant plus ce minimum que la concentration croît davantage.

La réaction osmotique finale obéit à la loi de Weber : elle croît en progression arithmétique quand l'excitation osmotique croît en progression géométrique. La réaction est donc proportionnelle au logarithme de l'excitation.

Sauf dans les solutions les plus diluées, le pouvoir osmotique acquiert des valeurs plus élevées dans les solutions salines que dans les solutions sucrées isotoniques.

Pour les solutions salines, à des excitations isotoniques correspondent, pour une même espèce de cellules, des réactions isotoniques. Il n'y a de différence que dans la durée de la réaction.

Tandis que, dans les cas de solutions salines, les courbes représentant les variations des pouvoirs osmotiques montent sans cesse avec la concentration, dans les cas de solutions de saccharose, ces courbes présentent une dépression entre deux solutions bien déterminées, et, dans les cas de solutions de glycose, elles cessent de s'élever, pendant un certain temps, au même endroit.

Dans les milieux salins, le *pouvoir osmotique définitif* correspondant à une solution est atteint d'autant plus tôt que cette solution est plus concentrée. Dans les milieux sucrés, c'est au contraire dans les solutions les plus diluées que la réaction osmotique dure le moins longtemps.

L'eau de la ville de Bruxelles a un pouvoir osmotique compris entre 2 et 3 millièmes Pm. KNO^3 par litre.

La réaction osmotique assure à la cellule, dans toutes les concentrations ne dépassant pas une certaine limite, un *excès osmotique* sur la solution ambiante.

L'excès osmotique de la cellule n'a pas une valeur constante dans les solutions différemment concentrées. Il atteint son maximum dans des solutions sensiblement isotoniques pour les diverses cellules et les diverses substances, sensiblement isotoniques aussi avec le milieu de culture de Sachs.

Dans un milieu où la concentration subit des variations, le pouvoir osmotique cellulaire augmente ou diminue suivant que la solution se concentre ou se dilue. Le pouvoir osmotique cellulaire modifié est le même que celui qui correspond normalement à la nouvelle solution.

En procédant graduellement, on peut adapter les cellules à des solutions qui les tuent lorsqu'on les y plonge directement.

Les cellules supportent mieux la concentration que la dilution des solutions.

L'élévation de la température accélère les phénomènes osmotiques.

Le pouvoir osmotique cellulaire correspondant à une solution monte, mais faiblement, avec la température de cette solution.

La réaction osmotique est le facteur de l'adaptation des cellules à la concentration du milieu. Les cellules s'adaptent d'autant mieux à une solution que leur excès osmotique y acquiert une valeur plus élevée.

Le protoplasme des diverses cellules employées est perméable aux différentes substances salines qui entrent dans la composition des milieux. Ni la saccharose ni la glycose ne se laissent déceler microchimiquement dans les cellules qui en sont dépourvues normalement et qui ont séjourné dans des solutions de ces substances.

La perméabilité du protoplasme pour les sels se manifeste même dans les concentrations les plus faibles, ce qui est important au point de vue de la nutrition, laquelle se fait aux dépens de solutions très diluées.

L'élévation du pouvoir osmotique cellulaire peut encore être causée par une modification que la cellule apporte elle-même à la composition de son suc, de façon à rendre celui-ci plus osmotique.

L' « anatonose », comme nous appelons ce phénomène, exige, pour se manifester, un minimum d'excitation osmotique, fait important en vue de la conservation des substances de réserve aux dépens desquelles se fabrique le corps osmotique nouveau.

L'anatonose n'exclut pas la perméabilité du protoplasme pour la substance dissoute.

La substance osmotique nouvelle créée par la cellule peut être un acide organique, notamment l'acide oxalique.

Cet acide peut, sans doute, résulter de la transformation de l'hydrate de carbone dissous pour lequel le protoplasme serait vraiment perméable, comme en témoigne, dans certains cas, la surproduction d'amidon dans la cellule. Dans les cas de solutions salines, il peut se former probablement aux dépens de l'amidon qui se transforme en passant d'abord par l'état de glycose.

La dissolution d'oxalate de calcium, conséquente à la formation de l'acide, peut aussi intervenir dans l'anatonose.

Le corps osmotique nouveau peut dériver de la saccharose, laquelle se transforme probablement en glycose.

A la suite de la dilution des solutions de KNO^3, nous n'avons assisté à aucune extraméabilité du protoplasme pour cette substance.

La diminution du pouvoir osmotique cellulaire peut être occasionnée par la « catatonose », phénomène inverse de l'anatonose.

La catatonose peut consister en une diminution de l'acidité du suc et une précipitation corrélative d'oxalate de calcium.

Au point de vue pratique :

Là où il s'agit de comparer des pouvoirs osmotiques entre eux, il est indispensable de les exprimer par des *pressions* et non par des *concentrations*.

Il serait désirable que l'on adoptât, dans toutes les recherches osmotiques, comme l'a proposé M. le professeur Errera, une unité rationnelle de pression, telle que la myriadyne (1).

Dans le calcul de la concentration de solutions isotoniques, il est préférable de se servir des coefficients de dissociation électrolytique plutôt que des coefficients isotoniques.

---

(1) Voir : *Annals of Botany*, vol. XII, 1898, p. 569.

SUR

L'IRRITABILITÉ DES NOCTILUQUES

PAR

Jean MASSART (¹),
Assistant à l'Institut botanique (Université de Bruxelles).

L'irritabilité des êtres vivants se manifeste d'habitude par un mouvement. La faculté qu'ont les plantes de présenter des réactions motrices (courbures, déplacements) en présence d'excitants déterminés a été désignée par les botanistes sous les noms de géotropisme, d'héliotropisme, de chimiotaxisme, etc. Chez les animaux, on admet qu'une excitation appropriée peut provoquer non seulement des mouvements (contractions musculaires, actions vasomotrices), mais encore des sécrétions de la part de certaines glandes, l'autotomie d'un membre, des actions d'arrêt, etc.

Les Noctiluques sont parmi les êtres les plus inertes que nous connaissions ; incapables de se transporter activement, elles ne présentent d'autres mouvements que la circulation protoplasmique et les rares et paresseuses contractions de leur fouet. Chez ces Cystoflagellates, l'irritabilité se manifeste par la phosphorescence : toute excitation convenable provoque une émission de lumière.

Nous nous sommes proposé d'étudier sous l'influence de quels excitants les Noctiluques réagissent et quelles sont les modifications que les agents extérieurs font subir à la phosphorescence. Pour tout ce qui concerne l'historique de ces questions, nous renvoyons au livre de M. O. Bütschli : *Protozoa* dans Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, 2ᵉ édition.

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXV, 1893.

Pendant la belle saison, on se procure facilement de grandes masses de Noctiluques sur le littoral sablonneux de la Belgique ; on se sert d'un filet en soie de bluterie dont les mailles sont assez serrées pour ne pas laisser passer les organismes recueillis. Ceux-ci peuvent être conservés vivants dans un endroit frais, pendant plus d'une semaine ; la seule modification qu'on observe est l'augmentation de leur poids spécifique : au lieu de rester flottants à la surface du liquide, les individus tombent successivement au fond du récipient. Voici comment nous avons déterminé la densité de ces organismes : on fait un mélange d'eau de mer et d'eau distillée tel que les Noctiluques s'y maintiennent en équilibre sans s'élever ni descendre : il est évident que le poids spécifique du liquide est alors égal à celui des cellules, et il suffit de déterminer le premier à l'aide d'un densimètre pour connaître du même coup le second. La densité des Noctiluques varie fort peu dans les conditions naturelles: nous l'avons toujours trouvée égale à 1.014. MM. Goethart et Heinsius, qui ont expérimenté l'été dernier à la station zoologique du Helder, sont arrivés au même chiffre. Dans le rapport qu'ils adressent au Ministre de l'Intérieur des Pays-Bas, ils attribuent le faible poids spécifique de ces êtres à la présence dans la cellule d'un sel peu dense, le chlorure d'ammonium. Sans vouloir mettre en doute les résultats obtenus par les expérimentateurs, nous croyons néanmoins que le flottement des Noctiluques est dû en grande partie aux gouttelettes de matière grasse disséminées dans le protoplasma ; ce qui confirme notre manière de voir, c'est que les Noctiluques qui ont été conservées un certain temps dans le laboratoire tombent au fond après avoir épuisé leurs réserves hydrocarbonées.

Nous avons fait nos recherches à l'hôpital maritime de Middelkerke (près d'Ostende) pendant les séjours que nous y avons faits, en qualité d'interne, en 1890 et en 1891. Nous sommes heureux de pouvoir exprimer notre reconnaissance à M. Casse, médecin-directeur de l'hôpital maritime, et à M. le Profr Heger qui mit à notre disposition les appareils de l'Institut de Physiologie de l'Université de Bruxelles

EXCITANTS DES NOCTILUQUES.

Lorsqu'on excite électriquement les nerfs d'un animal supérieur, on obtient, suivant les fibres qu'on influence, des effets très divers : sécrétions glandulaires, accélération des mouvements du cœur, dilatation des vaisseaux, autotomie d'un membre, contractions musculaires, etc.; un même excitant appliqué à divers organes y détermine des réactions très différentes. Les Noctiluques, au contraire, manifestent surtout leur sensibilité par une seule réaction : l'émission de lumière (¹). Nous aurons donc à étudier, non pas quels sont les divers effets que produit un même excitant, mais bien quels sont les divers excitants qui provoquent une même réaction : la phosphorescence. Les agents extérieurs qui mettent en jeu l'irritabilité des Noctiluques peuvent être groupés en excitants mécaniques, physiques et chimiques.

A. Excitants mécaniques. — L'agitation est l'excitant normal, naturel des Noctiluques. Chacun sait qu'une mer très calme n'est pas phosphorescente; mais que la brise se lève, et aussitôt la crête de chaque vague se couvre d'étincelles brillantes. Il est facile d'étudier ce phénomène dans un chenal ou dans un port où l'eau est très tranquille; il suffit d'y jeter une pierre pour produire des ondes qui s'élargissent progressivement jusqu'à leur extinction; au moment du passage de l'onde, la surface du liquide s'illumine soudain pour retomber dans l'obscurité l'instant d'après; on voit ainsi des cercles de feu qui deviennent de plus en plus étendus en perdant de leur éclat.

Rien de plus simple que de répéter cette expérience dans un grand cristallisoir. On souffle légèrement au milieu de la surface du liquide : aussitôt des ondes lumineuses naissent en ce point et se propagent jusqu'au bord; lorsque ceux-ci sont verticaux, les

---

(¹) Nous ne savons pas si la circulation protoplasmique et les mouvements du fouet sont sous la dépendance d'agents extérieurs.

ondes s'y réfléchissent, et on voit apparaître une nouvelle série de cercles lumineux qui vont en se rétrécissant vers le centre. Lorsque les bords sont inclinés comme ceux d'une assiette, la réflexion n'a pas lieu, et l'on constate, dans ce cas, que l'illumination de Noctiluques est beaucoup plus forte à cet endroit.

La secousse imprimée à l'eau influence les Noctiluques de plus d'une façon, et il est permis de se demander si l'excitation tient à l'agitation proprement dite, c'est-à-dire à la vibration du liquide, vibration qui se communique aux cellules, ou bien si elle ne résulte pas plutôt de la déformation du corps de la Noctiluque. Pour élucider ce point, il est nécessaire de dissocier le phénomène : il faut déformer les cellules sans les secouer et, d'autre part, les faire vibrer rapidement sans modifier leur contour.

1. *Déformation du corps.* — Pour l'obtenir, il suffit de déposer des organismes sur du papier buvard ; le liquide s'infiltre dans le papier et les cellules s'accollent bientôt à la surface avec interposition d'une légère couche d'eau. Dès ce moment, la tension superficielle intervient : sous son influence, le corps sphérique des Noctiluques s'aplatit contre la feuille rigide et la phosphorescence se montre. On observe également l'émission de lumière par des individus placés sur un filet; ici encore, c'est la tension superficielle qui déforme les cellules sans leur imprimer la moindre secousse. *La simple modification de la forme du corps est donc accompagnée de l'émission de lumière.*

2. *Vibration des cellules.* — Nous nous servions de diapasons dont l'extrémité d'une des branches était munie d'une aiguille qui plongeait verticalement dans l'eau de mer. Dès que le diapason fonctionnait, la surface du liquide était animée de vibrations très rapides, mais d'une amplitude insuffisante pour modifier sensiblement la forme des cellules. Nous avons fait usage d'une série de dix-neuf instruments, donnant des nombres de vibrations simples compris entre 256 et 2730 par seconde. Nous nous sommes également servi des lames qui sont annexées à l'appareil de Kronecker pour l'interruption du courant électrique; ces lames donnent de

10 à 80 oscillations par seconde. Jamais nous n'avons observé de phosphorescence. Le résultat a été le même lorsque nous produisions des ondes d'interférence en plaçant dans le liquide des lames à surface plane ou courbe contre laquelle se réfléchissaient les ondulations directes. *La secousse simple n'excite donc pas les Noctiluques.* Sous l'influence de l'agitation, les Noctiluques ne brillent que pour autant que les divers points du corps supportent des pressions inégales. Lorsque la déformation cellulaire est exagérée, l'enveloppe se déchire et le protoplasme reste lumineux pendant quelques instants.

B. Excitants physiques :

1. *Température.* — Lorsqu'on plonge dans de l'eau à 60° un tube contenant des Noctiluques, on voit celles-ci s'illuminer brusquement; l'intensité de la lumière décroît graduellement, et au bout de deux minutes tout est rentré dans l'ombre.

Même résultat quand on dépose le tube dans un mélange réfrigérant.

2. *Concentration* — Les Noctiluques sont adaptées à vivre dans un milieu de concentration sensiblement constante; les expériences suivantes montrent que la modification brusque de la concentration agit comme excitant : des Noctiluques sont versées dans un récipient et laissées en repos pour leur permettre de s'amasser dans les couches superficielles; puis, à l'aide d'une pipette, on dépose quelques gouttes d'eau distillée à la surface du liquide. En vertu de sa moindre densité, l'eau s'étend lentement sur toute la surface libre; au fur et à mesure qu'elle s'étale, les organismes s'illuminent vivement : il se forme un cercle lumineux qui s'élargit jusqu'à toucher les bords du vase. Les individus qui viennent d'être touchés par l'eau distillée jettent une étincelle brillante, et celle-ci fait place à une lueur diffuse et peu accusée dès que les Noctiluques se trouvent dans l'intérieur du cercle. Pendant toute la durée de l'expérience on a donc sous les yeux un cercle dont le bord projette de vifs éclairs et dont le milieu présente une lueur lactée.

Lorsqu'on verse délicatement sur des Noctiluques une solution concentrée de chlorure de sodium ou de sucre, on constate que la phosphorescence persiste après que l'eau est revenue complètement au repos. Les Noctiluques présentent donc la réaction lumineuse vis-à-vis de milieux très concentrés, comme vis-à-vis de ceux dont la concentration est trop faible.

C. Excitants chimiques. — Les savants qui se sont occupés de ces Cystoflagellates ont observé la phosphorescence sous l'influence d'un grand nombre de corps dissous : acides, alcalis, alcool, etc. Les résultats les plus nets sont ceux qu'on obtient par l'emploi de substances volatiles, ce qui tient à la facilité avec laquelle on écarte l'excitant au moment voulu; lorsqu'on dissout le corps dans le liquide où flottent les Noctiluques, il n'est pas possible d'agir ainsi. Néanmoins cette dernière méthode nous a fourni quelques résultats intéressants qui sont relatés plus loin.

Les Noctiluques sont versées dans un flacon à large goulot et y restent en repos jusqu'à ce qu'elles se soient accumulées à la surface. On dépose alors sur l'orifice du récipient quelques doubles de papier buvard imbibé de la substance à essayer, puis le tout est recouvert d'un verre de montre. Dans ces conditions, les vapeurs diffusent rapidement vers le liquide et imprègnent les couches superficielles où flottent les organismes.

Plusieurs cas peuvent se présenter quant à la façon dont les Protistes réagissent :

1. Ils donnent une vive étincelle au moment où l'on applique l'excitant, puis ils redeviennent sombres. L'amylène et le bromure d'éthyle donnent lieu à ce genre de réaction. Citons l'expérience faite avec l'amylène :

La compresse imbibée du liquide volatil n'est laissée qu'un instant sur l'orifice du flacon; les Noctiluques s'illuminent aussitôt et chacune brille pendant une fraction de seconde : ce phénomène se reproduit successivement chez les divers individus, de sorte qu'on voit des étincelles jaillir de la surface du liquide, tantôt en un point, tantôt en un autre. Un faible choc donné contre les parois du récipient produit une illumination générale de la couche supérieure. La lumière est même plus intense qu'avec des individus normaux. Il y a *hyperesthésie.*

Au bout de cinq minutes tout est sombre. La sensibilité au choc est conservée. Les Noctiluques sont redevenues normales.

Après vingt-cinq minutes, même état.

Après huit heures, idem.

2. Les Noctiluques donnent d'abord une étincelle brusque, puis elles restent faiblement lumineuses pendant un temps variable : tel est le cas pour l'aldéhyde ordinaire, le bromoforme et le chloroforme. Voici l'expérience avec le bromoforme :

La compresse n'est laissée en place que pendant très peu de secondes. La surface du liquide s'illumine de la même façon que pour l'amylène (voir ci-dessus), mais elle reste vaguement éclairée.

Au bout de cinq minutes, les Noctiluques émettent toujours une faible lueur dont l'agitation n'augmente pas d'intensité. Il y a *anesthésie.*

Après vingt-cinq minutes, la lueur est devenue presque imperceptible; l'anesthésie persiste.

Après vingt heures, il n'y a plus la moindre lumière; un choc donné au vase fait briller les Noctiluques, celles-ci sont donc redevenues normales.

3. Il ne se produit pas d'étincelles; les Noctiluques émettent une vague lueur qui s'éteint bientôt. Cette action est déterminée par l'acétate d'éthyle, l'acétone et l'éther éthylique. Voici comment agit l'acétone :

Au moment où le papier imbibé de l'excitant est placé sur le flacon, la surface émet une lumière indécise qui n'augmente pas par l'agitation; les Noctiluques sont *anesthésiées.*

Après cinq minutes, la surface est redevenue sombre; le choc ne produit aucune lueur.

Après seize minutes, même état.

Après vingt-huit minutes, tout est sombre; la secousse détermine une phosphorescence diffuse qui persiste quelques instants. (Retour à l'état normal.)

Après cinquante minutes, la surface est obscure; l'agitation la fait briller pendant un instant, puis tout retombe dans l'obscurité.

4. Les Noctiluques ne donnent pas d'étincelle; elles s'éclairent faiblement d'une lumière qui persiste longtemps. Le nitrite d'amyle est le seul corps qui soit dans ce cas; il détermine l'apparition d'une lueur diffuse qui s'exagère par la secousse; il n'y a *pas d'anesthésie*. Au bout de trois minutes, l'*anesthésie* s'établit, puis lentement les organismes succombent.

5. Certaines substances ne provoquent pas la moindre excitation; elles *anesthésient* purement et simplement (alcool méthylique, paraldéhyde).

6. D'autres, enfin, tuent d'emblée les cellules sans donner lieu à aucune réaction lumineuse (pipéridine).

La vapeur de tous ces corps a pour effet de diminuer sensiblement la tension superficielle de l'eau de mer. Mais la phosphorescence est indépendante de cet abaissement de la tension; en effet, on peut rendre la tension superficielle très faible en étalant à la surface du liquide une couche très mince d'huile; dans ces conditions, on n'obtient aucune émission de lumière.

Les expériences que nous avons faites en dissolvant directement dans l'eau de mer des substances solides, nous ont donné des résultats beaucoup moins concluants. L'antipyrine $\left(\frac{1}{400}\right)$ et le nitrate d'aconitine $\left(\frac{1}{500}\right)$ agissent à peu près comme l'amylène. La phosphorescence que donnent l'hydrate de chloral $\left(\frac{1}{300}\right)$, l'hydrate de bromal $\left(\frac{1}{300}\right)$ et le chlorhydrate de cocaïne $\left(\frac{1}{300}\right)$, se rapproche de celle que provoque le nitrite d'amyle.

Nous avons constaté par cette méthode deux faits intéressants : le chlorhydrate de morphine $\left(\frac{1}{200}\right)$ et le métaphosphate de sodium $\left(\frac{1}{200}\right)$ ne donnent lieu ni à de l'anesthésie ni à de l'excitation; ces corps ne paraissent nullement gêner les Noctiluques. Le fait est surtout étonnant pour le métaphosphate qui est considéré comme un coagulant énergique des albuminoïdes.

Modificateurs de l'irritabilité.

Pour étudier l'influence des agents extérieurs sur la faculté qu'ont les Noctiluques de réagir par l'émission de lumière, il fallait dans toute la série des expériences s'adresser à un seul et même excitant : nous avons toujours eu recours au choc. Des secousses aussi semblables que possible étaient imprimées au flacon avant et pendant l'expérience ; la quantité et la qualité de la lumière émise par les Noctiluques permettaient d'apprécier approximativement l'état de leur excitabilité.

Les agents que nous avons fait agir sont en grande partie ceux qui étaient essayés comme excitants : nous les classerons donc aussi en agents mécaniques, physiques et chimiques.

A. Modificateurs mécaniques. — Chacun a pu remarquer que dans une mer phosphorescente, c'est la crête des vagues qui seule s'illumine sous l'action des Noctiluques et que le phénomène est beaucoup plus marqué avec une brise légère que lorsque le vent souffle en tempête. Pourtant, il est bien évident que dans le dernier cas la surface tout entière de l'eau est au moins aussi agitée que ne le sont les vagues elles-mêmes par un temps plus calme. La différence tient à ce que l'irritabilité des Noctiluques disparaît très vite lorsqu'elles sont soumises à des secousses violentes et répétées. Quand la mer est calme, elles ne sont agitées qu'au passage d'une vague et leur irritabilité se conserve ; mais quand la mer est au contraire très houleuse, leur faculté de réagir est bientôt émoussée par l'agitation continue à laquelle elles sont soumises, et il ne faut rien moins que les fortes lames pour les tirer de leur torpeur.

L'expérimentation directe permet de suivre le phénomène. Un flacon contenant des Noctiluques est secoué fortement ; pendant les premiers instants, la masse du liquide est parcourue par des points lumineux qui sont les Noctiluques lancées dans toutes les directions. Au bout de trois minutes, le liquide est devenu lumineux dans toute son étendue : les Noctiluques répandent une lueur très faible, insuffisante pour les faire apercevoir distinctement. A ce moment, le liquide ne peut mieux être comparé qu'à une nébuleuse non résoluble. Les Noctiluques sont alors complètement insensibles, et les secousses les plus violentes ne les font pas briller davantage.

Le flacon est alors laissé en repos dans le laboratoire où règne une obscurité complète. Au bout de six minutes, le liquide est resté lacté, mais la lueur s'exagère très légèrement par la secousse.

Au bout de vingt minutes, la phosphorescence diffuse a disparu et les organismes ont récupéré leur irritabilité première.

Ce phénomène est comparable à ce qui se passe chez la Sensitive (*Mimosa pudica*). Lorsqu'on donne des chocs répétés à la plante, celle-ci finit par ne plus réagir; son excitabilité est épuisée; il faut la laisser reposer quelque temps pour que la secousse produise de nouveau son effet accoutumé.

B. Modificateurs physiques :

1. *Température.* — Les variations de température ont une influence manifeste sur l'irritabilité des Cystoflagellates. Les expériences suivantes montrent que lorsqu'on dépasse une certaine limite au-dessus ou au-dessous de la température normale, les organismes sont irrémédiablement perdus; mais quand on opère avec précaution, on peut les chauffer ou les refroidir de telle façon que la phosphorescence soit très profondément modifiée, sans qu'ils aient perdu la faculté de revenir à leur excitabilité ordinaire, dès que les conditions anormales de température ont cessé d'agir.

Pour les quatre expériences suivantes, je faisais usage d'un bain que je pouvais chauffer par l'introduction de quantités variables d'eau chaude ou refroidir en y déposant des morceaux de glace. Chaque expérience se faisait sur trois flacons de Noctiluques que j'interrogeais alternativement au point de vue de l'excitabilité; ceci était nécessaire pour éviter l'épuisement.

ABAISSEMENT DE LA TEMPÉRATURE.

Expérience α. — La température initiale est de 20°.

Après	10	minutes,	température =	15°2.	Irritabilité intacte.
—	17	—	—	13°4.	Noctiluques peu excitables.
—	21	—	—	9°5.	Noctiluques peu excitables, une légère lueur persiste après la secousse.
—	25	—	—	8°0.	Id.
—	27	—	—	8°0.	Id.
—	32	—	—	8°0.	Id.
—	36	—	—	7°7.	Noctiluques très peu excitables, une légère lueur persiste après la secousse.
—	40	—	—	7°1.	Id.
—	45	—	—	6°4.	Id.
—	52	—	—	6°0.	Noctiluques très peu excitables, la faible lueur persiste tout le temps.
—	70	—	—	6°0.	Id.

Les flacons sont retirés de l'eau glacée et déposés sur la table. La température de l'air = 20°.

Après	5	minutes,	température =	6°5.	Noctiluques à peine excitables, la lueur persiste toujours.
—	10	—	—	7°6.	Id.
—	15	—	—	10°4.	Noctiluques inexcitables, la lueur persiste toujours.
—	22	—	—	12°6.	Noctiluques inexcitables, la lueur a disparu.
—	50	—	—	20°0.	Id.

Expérience β. — Au début, la température = 20°.

Après	35	minutes,	température =	8°0.	Noctiluques peu excitables. Après le choc, elles présentent une légère lueur qui persiste quelques secondes.

Après 42 minutes, température = 7°6. Noctiluques peu excitables. Après le choc, elles présentent une légère lueur qui persiste quelques secondes.

Les Noctiluques sont retirées de l'eau froide et placées sur la table.

Après 18 minutes, température = 10°2. Noctiluques peu excitables. Persistance d'une légère lueur.

— 30 — — 14°3. Noctiluques redevenues normales.

ÉLÉVATION DE LA TEMPÉRATURE.

Expérience γ. — Température initiale = 20°.

Après 3 minutes, température = 23°0. Excitabilité normale.

— 12 — — 27°0. Id.

— 20 — — 30°1. Noctiluques faiblement excitables.

— 23 — — 32°0. Noctiluques faiblement excitables, persistance d'une légère lueur.

— 25 — — 35°0. Noctiluques à peine excitables, persistance d'une lueur assez forte.

Les flacons sont retirés et déposés sur la table.

Après 3 minutes, température = 33°1. Noctiluques à peine excitables, persistance d'une faible lueur.

— 8 — — 31°0. Id.

— 12 — — 29°4. Id.

— 18 — — 27°1. Noctiluques non excitables; elles émettent constamment une très vague lueur.

— 23 — — 25°5. Plus rien.

— 45 — — 22°3. Id.

Expérience δ. — Température au début = 20°.

Après 7 minutes, température = 30°4. Excitabilité très faible. Très légère lueur qui persiste quelques secondes.

Les Noctiluques sont retirées.

Après 10 minutes, température = 27°3. Excitabilité très faible. Persistance d'une vague lueur.

— 34 — — 25°0. L'excitabilité est redevenue normale.

2. *Concentration.* — Les Noctiluques supportent, sans en paraître incommodées, des variations assez considérables de la concentration. Elles se maintiennent vivantes et excitables pendant au moins une douzaine d'heures, dans un mélange de 5 parties d'eau de mer et 4 parties d'eau douce ; lorsque le mélange est à parties égales, les organismes succombent rapidement.

On peut aussi augmenter impunément, dans de notables proportions, la concentration du milieu. Dans les expériences suivantes, nous ajoutons à l'eau de mer des quantités variables de solution de chlorure de sodium à 12 °/o, soit une concentration saline environ quadruple de celle de l'eau de mer.

Eau de mer :	7	volumes. —	Solution de ClNa :	1	volume.
—	5	—	—	1	—
—	4	—	—	1	—
—	3	—	—	1	—
—	3	—	—	2	—
—	3	—	—	3	—

Après 15 minutes, les Noctiluques sont demeurées excitables dans les quatre premiers mélanges. Les deux derniers restent sombres, malgré l'agitation.

Après 4 heures, les Noctiluques des trois premiers mélanges sont normales; celles qui se trouvent dans les trois derniers sont mortes.

Après 23 heures, même état.

Lorsque des Noctiluques sont placées dans un milieu moins concentré que l'eau de mer normale, elles perdent de leur densité : nous avons pu abaisser le poids spécifique des Noctiluques à 1,013, sans que leur excitabilité soit aucunement affaiblie. Il est probable qu'en présence de liquides trop concentrés elles augmentent de densité; mais la mesure directe n'a pas été faite.

3. *Lumière.* — Nous avons montré précédemment que des individus épuisés par l'agitation continue recouvrent leur faculté d'émettre de la lumière par le simple repos à l'obscurité. L'exposition des Noctiluques aux rayons lumineux n'est donc pas nécessaire pour qu'elles puissent produire elles-mêmes de la lumière. Mais les alternatives de lumière et d'obscurité ne sont pas sans importance pour l'irritabilité, et M. HENNEGUY (¹) a observé que les Noctiluques ne deviennent bien phosphorescentes qu'après un séjour d'une heure à l'obscurité. Nos expériences montrent que l'irritabilité est sous la dépendance des alternatives de jour et de nuit ; les Noctiluques ne sont guère excitables par la secousse pendant le jour ; elles ne brillent que pendant la nuit. Fait plus curieux : lorsque les organismes sont soustraits à cette alternance de lumière et d'obscurité, lorsqu'ils sont maintenus soit à la lumière continue, soit à l'obscurité continue, ils n'en restent pas moins beaucoup plus excitables pendant la nuit que pendant la journée. Il y a là un véritable phénomène de mémoire : tout se passe comme si les Noctiluques gardaient le souvenir de la succession régulière des jours et des nuits.

Ce phénomène présente la plus grande analogie avec ce qu'on observe dans le règne végétal. Certaines plantes, telles que les *Oxalis* et beaucoup d'espèces de Papilionacées (Haricot, Trèfle, Sensitive, etc.), présentent une disposition des feuilles différente pour le jour et la nuit. Lorsqu'un individu de Sensitive est placé

(¹) HENNEGUY, *Influence de la lumière sur la phosphorescence des Noctiluques.* (C. R. SOC. BIOL., 31 oct. 1888.)

dans des conditions telles qu'il se trouve constamment soit à l'obscurité, soit à la lumière artificielle, il continue pendant plusieurs jours à disposer ses feuilles en état de veille vers le matin et en état de sommeil vers le soir. Mais le phénomène ne dure que quelques jours chez les plantes ; bientôt les mouvements des feuilles cessent sans que la plante paraisse en souffrir. Au contraire, chez les Noctiluques, l'émission de lumière pendant la nuit se poursuit jusqu'à la mort des cellules. C'est ce que montrent les trois expériences suivantes.

Les trois expériences étaient disposées dans une même chambre noire ; une lampe à gaz maintenait une lumière constante pendant toute la durée des recherches. Dans la chambre se trouvait une armoire hermétiquement close, où nous plaçions les Noctiluques que nous voulions soumettre à l'obscurité continue.

Expérience α. — Noctiluques pêchées le 24, VIII, 1891, à 6 heures du soir, et placées à l'obscurité jusqu'au 25, VIII, 1891, à 11 heures du soir. Elles sont alors exposées à la lumière jusqu'à la fin de l'expérience.

24, VIII,	8 heures du soir.	Noctiluques	très excitables.
25, VIII,	9 heures du matin.	Id.	peu excitables.
25, VIII,	9 heures du soir.	Id.	très excitables.

Placées à la lumière.

26, VIII,	midi.	Noctiluques	très peu excitables ; on ne constate qu'un peu de lumière sur le bord du vase.
26, VIII,	minuit.	Noctiluques	très excitables.
27, VIII,	2 heures du matin.	Id.	très peu excitables.
27, VIII,	6 heures du soir.	Id.	peu excitables.
27, VIII,	9 heures du soir.	Id.	très excitables.
28, VIII,	6 heures du matin.	Id.	assez peu excitables.
28, VIII,	9 heures du soir.	Id.	excitables.
29, VIII,	8 heures du matin.	Id.	absolument inexcitables.

29, VIII,	10 heures du soir.	Noctiluques	excitables.
30, VIII,	9 heures du matin.	Id.	absolument inexcitables.
30, VIII,	2 heures du soir.	Id.	excitables
31, VIII,	8 heures du matin.	Id.	absolument inexcitables.

Expérience β. — Noctiluques pêchées le 23, VIII, 1891, à 6 heures du soir, et maintenues à l'obscurité continue.

23, VIII,	8 heures du soir.	Noctiluques	très excitables.
24, VIII,	8 heures du matin.	Id.	peu excitables.
24, VIII,	9 heures du soir.	Id.	très excitables.
25, VIII,	9 heures du matin.	Id.	inexcitables.
25, VIII,	9 heures du soir.	Id.	très excitables.
26, VIII,	midi.	Id.	très peu excitables.
26, VIII,	minuit.	Id.	très excitables.
27, VIII,	9 heures du matin.	Id.	absolument inexcitables.
27, VIII,	6 heures du soir.	Id.	id.
27, VIII,	9 heures du soir.	Id.	très excitables.
28, VIII,	6 heures du matin.	Id.	inexcitables.
28, VIII,	9 heures du soir.	Id.	excitables.
29, VIII,	8 heures du matin.	Id.	inexcitables.

Expérience γ. — Noctiluques pêchées le 25, VIII, 1891, à 6 heures du soir, et placées à la lumière constante.

25, VIII,	8 heures du soir.	Noctiluques	très excitables.
26, VIII,	midi.	Id.	inexcitables.
26, VIII,	minuit.	Id.	très excitables.
27, VIII,	9 heures du matin.	Id.	très peu excitables.
27, VIII,	6 heures du soir.	Id.	id.
27, VIII,	9 heures du soir.	Id.	très excitables.
28, VIII,	6 heures du matin.	Id.	inexcitables.
28, VIII,	9 heures du soir.	Id.	excitables.
29, VIII,	8 heures du matin.	Id.	absolument inexcitables.
29, VIII,	10 heures du soir.	Id.	toutes mortes.

Nous avons eu l'occasion de répéter l'expérience à obscurité continue, l'été dernier, au laboratoire de Wimereux. Elle a fourni le même résultat.

Quelles que soient les conditions d'éclairement ou d'obscurité dans lesquelles elles se trouvent, les Noctiluques sont donc beaucoup plus excitables pendant la nuit que pendant le jour.

C. Modificateurs chimiques. — On sait depuis longtemps que l'absence d'oxygène abolit la phosphorescence. Mais il est difficile de décider si le défaut de phosphorescence est dû à l'anesthésie des cellules ou simplement à ce que l'oxydation organique est devenue impossible. Ce qui tendrait à faire accorder une certaine valeur à la dernière opinion, c'est qu'en l'absence d'oxygène les Bactéries lumineuses cessent également de briller; or, rien ne permet de présumer que chez les Bactéries l'émission de lumière soit, comme chez les Noctiluques, une réaction à une excitation extérieure.

Nous avons déjà indiqué plus haut un grand nombre de substances qui provoquent l'anesthésie des Cystoflagellates. Tantôt l'anesthésie s'établit d'emblée (alcool méthylique et paraldéhyde), tantôt elle est précédée d'un stade d'excitation, ce qui est le cas le plus général.

Enfin, l'amylène et le bromure d'éthyle donnent lieu à de l'hyperesthésie.

RÉSUMÉ. — Les Noctiluques réagissent vis-à-vis des excitants extérieurs par l'émission de lumière. Ces excitants sont la déformation du corps, les variations brusques de la concentration et de la température et un grand nombre de substances chimiques. L'irritabilité de ces organismes varie sous l'influence des conditions extérieures : température, lumière, etc. Leur faculté de réagir sous l'influence de la secousse disparaît rapidement lorsque l'agitation se prolonge (fatigue). Lorsqu'ils sont placés dans des conditions d'obscurité ou d'éclairement continus, ils restent pourtant plus excitables pendant la nuit que pendant la journée (mémoire).

Enfin, il est facile de les anesthésier complètement par certaines vapeurs.

En somme, l'irritabilité de la Noctiluque a beaucoup d'analogie avec celle de la Sensitive; la différence essentielle réside dans le mode de réaction : la Noctiluque émet de la lumière, la Sensitive exécute un mouvement.

Bruxelles, 25 décembre 1892.

CONTRIBUTION
A
L'ÉTUDE DE L'IRRITABILITÉ DES SPERMATOZOÏDES
CHEZ LES FUCACÉES (1)

PAR

le Dr Jules BORDET

On peut se procurer facilement, sur nos côtes, plusieurs espèces appartenant au groupe des Fucacées : *Fucus vesiculosus, serratus, platycarpus*, *Ascophyllum*, *nodosum*, *Himanthalia lorea*. On sait que, chez ces plantes, les conceptacles mûrs laissent échapper, à marée basse, par leur orifice, les produits sexuels. On trouve alors, au niveau de ces pores, des agglomérations d'œufs, qui se présentent sous forme de petites taches vert foncé, ou d'amas colorés

---

(1) Extrait du *Bull. de l'Acad. roy. de Belgique,* 3e sér., t. XXVII, no 6, pp. 888-896, 1894.

[Léo Errera avait été chargé par l'Académie de faire un rapport sur le travail de M. Bordet. Comme ce rapport est plus qu'un simple résumé, nous croyons utile de le réimprimer ici.]

« Plusieurs des attributs qui semblent le plus indissolublement attachés à la vie n'en sont pourtant que des accessoires très facultatifs. Telle la mort; telle aussi la sexualité. Aucune de ces deux notions ne s'applique aux organismes les plus simples : la mort et la sexualité sont de date bien plus récente que la vie; ce sont deux progrès, si l'on veut entendre par ce mot une différenciation plus complète de la structure, un plus riche épanouissement des fonctions.

Là même où elle existe, la différence sexuelle n'a pas cette importance fondaen jaune et formés de spermatozoïdes encore immobiles et renfermés dans leurs cellules mères. Humectés d'eau de mer, les amas se dissocient, les spermatozoïdes sont mis en liberté et se montrent bientôt animés de vifs mouvements. S'ils rencontrent des œufs, ils s'y attachent et y pénètrent au bout d'un certain temps.

J'ai cherché à savoir si les spermatozoïdes ne se dirigent pas vers l'œuf en vertu d'un mode d'irritabilité spécial. Le rôle des attractions chimiotaxiques dans le rapprochement des éléments sexuels

---

mentale qu'on lui suppose volontiers. Les cellules ne deviennent point mâles ou femelles en éliminant de leur substance une portion, de sexualité opposée, comme le voulait, par exemple, la théorie de Sedgwick Minot; elles ne sont point *polarisées*, et la fécondation n'est pas leur neutralisation mutuelle — à la façon des corps électrisés qui reviennent à l'état neutre par la « combinaison » des électricités contraires. Une cause unique et profonde ne préside pas à la réunion des cellules sexuelles : des facteurs, variables suivant les espèces, amènent ces deux cellules l'une vers l'autre et dirigent le spermatozoïde jusqu'au protoplasme de l'œuf.

Nos premières connaissances précises à ce sujet datent des belles recherches de Pfeffer. Comme il l'a démontré, c'est une sensibilité chimique, un *chimiotaxisme,* qui conduit vers l'œuf les spermatozoïdes de diverses plantes. Les substances attirantes sont : le sucre de canne, pour les spermatozoïdes des Mousses; l'acide malique et les malates, pour ceux des Fougères et des Sélaginelles. Et, chose remarquable, ces substances ne siègent pas dans l'œuf lui-même, mais bien dans la masse désorganisée qui provient des cellules du canal de l'archégone. Des actions chimiques analogues existent chez les Phanérogames. Molisch et Correns les avaient entrevues. Un botaniste japonais, élève de Pfeffer, Miyoshi, est arrivé récemment à la conclusion que les tubes polliniques, attirés par les matières sucrées et par l'humidité, fuyant aussi parfois l'oxygène atmosphérique, pénètrent dans le style et y croissent ensuite dans le tissu conducteur, comme étant le lieu de moindre résistance.

Ailleurs, les spermatozoïdes sont doués surtout de sensibilité tactile, d'*haptotaxisme,* qui les conduit à s'appliquer étroitement contre l'œuf, une fois que le hasard de leur course les a menés auprès de lui. C'est ce qui se passe dans les quelques exemples du règne animal étudiés jusqu'ici : chez la Blatte (*Periplaneta orientalis*), d'après Dewitz; chez la Grenouille (*Rana temporaria*), d'après les recherches de mon assistant, le Dr Massart. Des observations inédites de M. Massart montrent aussi que la sensibilité au contact préside à la fécondation chez l'*Asteracanthion* et qu'elle existe chez les spermatozoïdes d'un Plathelétant considérable chez les végétaux, il y avait lieu de se demander si les éléments mâles ne sont pas attirés vers les œufs par certaines substances chimiques que ceux-ci laisseraient diffuser autour d'eux.

Les expériences qui suivent ont été faites sur les différentes Algues :

Expérience I. — *Fucus platycarpus, vesiculosus, Himanthalia lorea, Ascophyllum nodosum.* On écrase dans un peu d'eau de mer

---

minthe, le *Vortex viridis.* Enfin, on a constaté que les spermatozoïdes de l'*Ascaris* — de même que ceux de l'Algue *Œdogonium diplandrum* et du Champignon *Monoblepharis* — présentent des mouvements amiboïdes, ce qui indique, avec une extrême probabilité, qu'ils sont doués de sensibilité tactile.

Parmi les organismes les plus favorables à des études de ce genre, il faut citer les *Fucacées.* Ces Algues marines ont des éléments sexuels très nettement caractérisés, dont l'accouplement se fait au dehors de l'organisme. Dans la note qui nous est soumise, le D^r Jules Bordet s'occupe à ce point de vue de quatre Fucacées de nos côtes. Les expériences ont été faites à Middelkerke; elles sont simples, méthodiques et conduites avec soin. L'auteur en a inféré que les spermatozoïdes de ces Algues ne sont point attirés vers les œufs par des substances chimiques; qu'ils ne sont dirigés dans leur natation, ni par la lumière, ni par la pesanteur, mais que la sensibilité au contact est très développée chez eux. Il montre aussi qu'ils supportent fort bien les changements de concentration de l'eau de mer.

Le règne végétal nous offrirait ainsi des groupes où l'haptotaxisme joue le rôle prépondérant pour le rapprochement des cellules sexuelles, comme chez les animaux cités tout à l'heure. Présentée de la sorte, la conclusion positive de l'auteur me semble fondée.

Quant à ses conclusions négatives, peut-être les a-t-il formulées d'une façon trop catégorique. On se demandera notamment si les spermatozoïdes des Fucacées sont en toutes circonstances insensibles à la lumière : Thuret (il y a de cela quarante ans) leur attribuait une tendance incontestable « à se diriger du côté d'où vient la lumière », et Strasburger les a vus s'accumuler d'ordinaire du côté le plus sombre, rarement du côté éclairé de la goutte d'eau où ils nagent.

Malgré ces réserves sur un point spécial, qui me paraît réclamer encore quelques recherches complémentaires, le travail de M. Bordet offre un très réel intérêt, et je n'hésite pas à en proposer l'impression dans le *Bulletin* de la séance. »

des amas de cellules femelles et l'on remplit, du suc ainsi obtenu, quelques tubes capillaires; on plonge ceux-ci dans une goutte d'eau contenant en suspension de nombreux spermatozoïdes, et déposée sur une lame que l'on place en chambre humide. Les tubes doivent être très minces : il serait malaisé, en raison des très petites dimensions des spermatozoïdes, de les examiner à travers des parois trop épaisses.

Il est facile de s'assurer qu'aucun spermatozoïde ne pénètre dans les tubes capillaires. Parfois certains d'entre eux s'en approchent et s'éloignent aussitôt sans avoir ressenti la moindre attraction. Quelle que soit la durée de l'expérience, — durée assez limitée, car au bout de deux à trois heures tous les spermatozoïdes ont cessé de se mouvoir, — on ne constate aucun phénomène de chimiotaxisme.

On peut répéter la même expérience sous une autre forme : on dépose sur le porte-objet deux gouttes d'eau de mer, l'une contenant des œufs écrasés, l'autre des éléments mâles. On réunit les deux gouttes par un petit canal, en ayant soin de ne pas mélanger les deux liquides. Le résultat est analogue : les spermatozoïdes ne se dirigent pas vers la goutte contenant les œufs écrasés.

Expérience II. — Si l'on dépose sur un porte-objet une petite quantité d'eau de mer chargée de spermatozoïdes, et qu'on recouvre d'une lamelle, les éléments reproducteurs, après avoir nagé quelque temps en tous sens, se fixent bientôt par l'extrémité d'un de leurs cils à la surface de la lame et de la lamelle, et exécutent, autour de ce point d'attache, de vifs mouvements de trépidation. Ils sont donc sensibles au contact. Les corps solides, tels qu'un tube capillaire de verre, ont leur surface bientôt parsemée de ces spermatozoïdes. Au bout de deux à trois heures, tous se sont fixés par l'intermédiaire de l'un des cils.

Expérience III. — Dans une goutte placée sur une lame et non recouverte d'une lamelle, une partie assez notable des spermatozoïdes s'attachent à la face libre du liquide; leur sensibilité au contact est éveillée par la présence de la couche superficielle de ce liquide, comparable, comme on sait, à une membrane tendue. Le simple examen de la manière dont se fait le rapprochement peut d'ailleurs, en dehors de tout dispositif expérimental particulier, fournir des indications intéressantes sur les propriétés des cellules sexuelles mâles. Les œufs ne paraissent pas attirer ces dernières. On voit les spermatozoïdes nager au hasard et se fixer ensuite indifféremment soit aux parois du verre, soit à la surface de l'œuf, de telle sorte qu'un petit nombre seulement d'entre eux parvient à remplir son rôle. Très souvent même on voit des spermatozoïdes s'approcher fort près de l'œuf, puis s'en écarter au hasard de leur course pour se fixer enfin ailleurs, sans paraître en aucune manière en avoir perçu le voisinage momentané. Rien dans leurs évolutions ne trahit l'influence d'une attraction quelconque.

J'ai cherché si les spermatozoïdes de nos différentes Algues n'étaient point sensibles à l'action de la lumière et de la pesanteur. Les œufs possèdent une densité assez forte; ils se déposent rapidement au fond de l'eau et gagnent donc des régions moins éclairées que les couches supérieures; il semble donc, à priori, qu'il y aurait utilité pour les spermatozoïdes à manifester soit un géotaxisme positif, soit un phototaxisme négatif; de telles propriétés leur donneraient, semble-t-il, plus de chances de se trouver au contact de l'œuf.

Lorsqu'on place un peu d'eau de mer dans un verre de montre et qu'on y délaie un amas de spermatozoïdes, on remarque qu'au bout d'un temps assez court il se forme un dépôt de couleur orangée et que les parties supérieures du liquide, devenues presque claires, ne paraissent plus rien tenir en suspension. Il va de soi qu'il serait fort prématuré de conclure, de ce fait, à l'existence chez ces spermatozoïdes de propriétés géotaxiques. Ceux-ci sont, en effet, plus denses que l'eau (¹); or, il en est parmi eux un grand

---

(¹) Ceci se vérifie facilement : il suffit de tuer, par une trace de solution iodurée d'iode, des anthérozoïdes observés au microscope; ils tombent au fond du liquide.

nombre dont les mouvements sont faibles et qui ne sont point doués d'une vitalité suffisante pour leur permettre de résister à la pesanteur. De plus, l'irritabilité au contact, dont nous parlions plus haut, doit naturellement porter les individus les plus énergiques à se grouper au fond, où ils trouvent une paroi résistante.

Expérience IV. — Une goutte contenant des spermatozoïdes est placée sur une lame et recouverte d'une lamelle. Pour empêcher que les deux surfaces de verre ne se rapprochent trop intimement, on interpose un fragment de tube capillaire assez gros. On constate que les spermatozoïdes se fixent, en nombre à peu près égal, aux deux surfaces avec lesquelles ils sont mis en rapport, l'une supérieure, l'autre inférieure, sans manifester aucune préférence pour cette dernière.

Cependant, si l'on examine ultérieurement la préparation, on s'aperçoit que beaucoup ont fini par abandonner le verre couvreur et se sont déposés sur la lame; ceci est dû, ainsi qu'il est facile de s'en convaincre, à ce que, après quelques heures, les spermatozoïdes, perdant toute énergie, se détachent du point où ils adhéraient par l'intermédiaire de leur cil et subissent alors une chute passive.

Expérience V. — Expérience analogue à la précédente, sauf que la lame portant la goutte est retournée et qu'on ne met point de lamelle : on examine ainsi une goutte suspendue. Dans ce cas, la paroi solide est tournée en haut; en vertu de la sensibilité au contact, c'est contre elle que la majorité des spermatozoïdes viennent s'appliquer; plus tard seulement ils se détachent et tombent à la surface inférieure du liquide.

Expérience VI. — On remplit d'eau de mer contenant des spermatozoïdes, plusieurs tubes capillaires ouverts aux deux bouts, que l'on maintient ensuite dans une position verticale.

Après environ trois heures, on les examine sous le microscope, dont on incline horizontalement le tube afin de conserver toujours aux capillaires une direction verticale. Les spermatozoïdes, ainsi qu'on le voit clairement, se sont fixés à tous les niveaux et se sont distribués d'une façon à peu près égale sur toute la longueur des parois.

Ces diverses expériences permettent de conclure, chez les éléments considérés, à l'absence de réaction vis-à-vis de la pesanteur.

On aurait peut-être le droit d'objecter que, dans ces diverses expériences, les spermatozoïdes se trouvent répartis dans des quantités d'eau minimes; qu'ils sont en présence de surfaces solides (parois des lamelles et des tubes capillaires) très étendues relativement à ces quantités d'eau ; par suite, leur sensibilité pour le contact, trop fortement mise en jeu, pourrait se satisfaire immédiatement sans leur laisser le temps de manifester de sensibilité géotaxique; il serait possible que ce dernier mode de sensibilité existât, mais fût, dans les expériences citées, masqué par la prédominance de la réaction tactile.

Voici une dernière expérience très simple et qui lève tous les doutes.

EXPÉRIENCE VII. — Un verre de montre est rempli d'eau chargée des éléments mâles. On dépose délicatement sur la surface une lamelle qui, en vertu de la tension superficielle, ne s'enfonce pas. On laisse au repos pendant deux heures, puis on retire la lamelle. La surface inférieure est tapissée des spermatozoïdes adhérents.

Les spermatozoïdes sont-ils sensibles à la lumière? Cette question a déjà été traitée par Strasburger (1), d'après qui il existe chez ces êtres des propriétés de phototaxisme négatif. Ainsi qu'on va le voir, je n'ai rien pu constater de semblable.

Sensibilité à la lumière. EXPÉRIENCE VIII. — Sur une feuille de papier bordée de noir, on couche bien horizontalement, côte à côte, des tubes capillaires de 1 centimètre de long, renfermant des spermatozoïdes, de façon qu'une de leurs moitiés se trouve sur la partie noire de la feuille, l'autre moitié sur la partie blanche; cette seconde moitié est laissée découverte; on applique sur l'autre une feuille de papier noirci. Chacun des tubes a donc une demi-longueur située entre deux surfaces noires, et une demi-longueur en contact avec une surface blanche, d'une part, librement exposée à la lumière, d'autre part. On trouve, au bout de quelque temps, les spermatozoïdes adhérents au verre et répartis également partout. La ligne de démarcation entre l'ombre et la lumière, qu'on a eu soin de noter par un point sur le tube capillaire, ne présente, ni au delà d'elle, ni en deçà, aucune accumulation de spermatozoïdes. Ceux-ci ne sont donc ni attirés, ni repoussés par la lumière.

---

(1) STRASBURGER, *Das botanische Practicum,* 1887 (2e édition), p. 401.

Résistance aux changements de concentration. — On sait que l'issue des produits sexuels hors du conceptacle s'opère à marée basse. Il est à présumer que les spermatozoïdes doivent, à raison de cette circonstance, être soumis fréquemment à des changements importants dans la concentration des liquides où ils se trouvent.

L'eau de mer dont les thalles sont mouillés peut parfois subir une évaporation partielle et se concentrer; elle peut aussi, à la suite de la pluie, d'un dépôt de rosée, être mélangée à de l'eau douce. Les spermatozoïdes résistent assez bien à ces changements de concentration, surtout à la dilution. Ils vivent, se meuvent, sont sensibles au contact dans de l'eau de mer additionnée de $^1/_4$ de sa teneur en sel marin; dès qu'on atteint $^1/_3$, les mouvements s'arrêtent. On peut diluer fortement l'eau de mer avec de l'eau distillée sans nuire à la motilité des spermatozoïdes; ils nagent aussi énergiquement dans un liquide contenant 70 °/₀ d'eau distillée et 30 °/₀ d'eau de mer que dans leur milieu normal.

En résumé, les spermatozoïdes, dans les conditions normales, ne réagissent pas vis-à-vis d'un grand nombre d'agents; ils ne recherchent ni n'évitent la lumière, ne sont point sensibles à la pesanteur; ils ne sont point attirés vers l'œuf par l'influence de substances chimiques; ils ne recherchent que le contact, et ce genre de sensibilité est chez eux très développé; en fait, elle leur suffit pour accomplir leur rôle.

Les différentes Algues dont nous nous sommes occupé croissent souvent côte à côte en grand nombre; l'issue des cellules reproductrices se faisant à marée basse, celles-ci ne sont pas, dans la plupart des cas, dispersées au loin. De petites quantités d'eau coulent lentement d'une plante à l'autre et sont suffisamment chargées de produits mâles et femelles pour que la rencontre soit inévitable. De plus, le nombre des éléments générateurs est si considérable que beaucoup peuvent se perdre, sans que le maintien de l'espèce soit pour cela compromis.

Les spermatozoïdes des Algues citées plus haut, sur lesquels ont porté les expériences, se sont présentés tous avec des mêmes propriétés.

Qu'il me soit permis d'exprimer, en terminant, tous mes remerciements a M. le Prof^{r} L. Errera, qui m'a dirigé dans ces recherches et dont les conseils m'ont été précieux.

LA LOI DE WEBER

VÉRIFIÉE

POUR L'HÉLIOTROPISME D'UN CHAMPIGNON

PAR

Jean MASSART (¹)
Docteur en sciences naturelles.

Les différents auteurs qui se sont occupés de la loi de Weber ont employé trois méthodes : celle des plus petits accroissements perceptibles, celle des cas vrais ou faux, et celle des erreurs moyennes. M. Delbœuf y a ajouté la méthode des contrastes. Dans tous ces procédés, c'est la sensation que l'on mesure. Mais la sensation est un fait intime, non communicable, ne pouvant être connu que du sujet chez qui elle se produit. De plus, la sensibilité d'un individu donné est extrêmement variable suivant l'état de repos ou de fatigue. Il était donc bien désirable de mesurer une manifestation extérieure de la sensation et non la sensation elle-même, et d'expérimenter sur des êtres chez lesquels *l'élément fatigue* peut être négligé.

Dans ses études sur la sensibilité des êtres inférieurs et des spermatozoïdes des Cryptogames vis-à-vis des substances chimiques,

---

(¹) Cette note a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique,* 3e série, t. XVI, nº 12, 1888.

M. Pfeffer (¹) a fait un grand nombre d'expériences sur la loi de Weber. Un *Bacterium Termo*, placé dans une solution déterminée de peptone, se dirige vers une solution de peptone cinq fois plus concentrée, tandis qu'il est indifférent à une solution dont la concentration n'est que trois ou quatre fois plus forte. Un spermatozoïde de Fougère se dirige vers une solution d'acide malique trente fois plus concentrée que celle dans laquelle il se trouve. Ainsi qu'on le voit par l'exposé de ces quelques faits, la méthode employée est celle des plus petits accroissements perceptibles ; mais pour mesurer cette différence d'excitation, M. Pfeffer se base, non pas sur la sensation, mais sur le mouvement déterminé par la sensation, ce qui est une condition très favorable pour l'expérience : tandis que la sensation ne peut pas se manifester directement à nous, le mouvement produit est perçu avec la plus grande facilité. Ce qui prouve l'excellence de la méthode, c'est que jamais l'auteur n'a obtenu de résultats douteux.

M. Pfeffer suppose que les mouvements héliotropiques, phototactiques, géotropiques et haptotropiques sont soumis également à la loi de Weber.

M. Wiesner (²) a montré que certaines plantes sont des photomètres différentiels d'une extrême sensibilité. Il place une tige de *Vicia sativa*, développée à l'obscurité, entre deux sources lumineuses dont l'égalité a été vérifiée à l'aide du photomètre de Bunsen. La tige s'incline vers l'une ou l'autre des deux lumières. Cette courbure prouve que cette plante est un photomètre plus sensible que ceux dont on se sert dans les laboratoires de physique. M. Wiesner

---

(¹) W. Pfeffer, *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize.* (Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, Erster Band, p. 363.)

W. Pfeffer, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen.* (Ibid., Bd II, p. 582.)

(²) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, I. Theil (Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien, Bd XXXIX, 1878) ; II. Theil (Ibid., Bd XLIII, 1880).

ne s'est pas occupé de la relation qui existe entre la grandeur de l'excitation et la grandeur de la réaction.

J'ai fait, pendant les mois d'août et de septembre derniers, des expériences sur l'héliotropisme du *Phycomyces nitens*. J'ai cherché à déterminer quelle est la plus petite différence de lumière que cette Mucorinée peut percevoir. On sait qu'une plante douée d'héliotropisme et de géotropisme positifs, placée entre deux lumières d'égale intensité et à égale distance de chacune des lumières, continue à croître verticalement. Mais pour peu que l'une des lumières soit plus forte que l'autre, la plante subit une courbure héliotropique, sur l'existence de laquelle il est impossible de se méprendre. En tout cas, la courbure ne se manifeste que s'il y a une différence entre les deux lumières. Si l'héliotropisme du *Phycomyces* suit la loi de Weber, cette différence doit être proportionnelle à l'intensité de la lumière employée, quelle que soit l'intensité absolue. C'est ce que je me suis proposé de vérifier.

Pour donner aux résultats toute la netteté désirable, diverses conditions étaient à remplir. Il fallait que les *Phycomyces* fussent cultivés dans des conditions identiques jusqu'à leur mise en expérience. Les sources de lumière devaient garder une intensité constante pendant toute la durée des expériences. Les champignons ne pouvaient pas recevoir d'autre lumière que celle qui venait des foyers. L'intensité lumineuse devait être facile à graduer.

Les cultures étaient faites dans de petits godets en porcelaine, contenant 2 centimètres cubes de gélatine nutritive. Dans une première série d'expériences, le milieu de culture se composait de :

Eau	100	parties	en poids.
Extrait de viande .	2	—	—
Sucre.	5	—	—
Gélatine. . . .	8	—	—

Dans une seconde série, je me servais de moût de bière additionné de 8 % de gélatine. Les deux milieux conviennent également bien. Les deux séries ont donné des résultats identiques.

Les recherches ont été faites au laboratoire de physiologie de l'Université de Bruxelles, dans une salle que M. le professeur Heger a eu l'obligeance de mettre à ma disposition. Cette salle était transformée en chambre noire. J'avais pensé d'abord à employer deux lampes à incandescence. J'ai dû y renoncer à cause de l'inconstance de la lumière donnée par ces foyers. J'ai employé une lampe à pétrole à double courant d'air (système Sépulchre), dont la constance avait été vérifiée par des essais photométriques. Les *Phycomyces* étaient placés sur une planchette (*cc'* des figures 1 et 2) et recouverts d'une caisse rectangulaire allongée, ouverte aux deux extrémités pour laisser pénétrer la lumière. Pour éviter toute réflexion nuisible de la lumière, l'intérieur était enduit d'une couleur noire mate. La lampe (fig. 1, A) se trouvait au milieu de la face supérieure (fig. 1, BB') de la caisse, de sorte qu'aucun rayon lumineux parti de A n'arrivait directement aux *Phycomyces*. Sur la tablette (fig. 1, DD'), longue de 8 mètres, qui supportait tout le dispositif, étaient placés à égale distance de la lampe deux petits miroirs (fig. 1, M et M') qui réfléchissaient horizontalement la lumière. Ces miroirs avaient été découpés dans une même glace pour assurer l'égalité du pouvoir de réflexion.

Ainsi que le montre la figure 2, les champignons étaient disposés en une ligne oblique, de sorte que l'ombre ne pouvait être projetée de l'un sur l'autre. L'un des *Phycomyces* était posé verticalement au-dessous de la lampe, au point O (fig. 1); ceux de droite étaient à 5, 10, 15.... 50 centimètres du premier; ceux de gauche en étaient distants de 2.5, 7.5, 12.5..... 52.5 centimètres. De cette façon, chaque expérience portait sur vingt-deux cultures et équivalait en réalité à vingt-deux expériences individuelles. Lorsque les miroirs étaient fixés, le *Phycomyces* placé en O était également éclairé par chacune des images lumineuses; l'individu placé à 7.5 centimètres du milieu était à 15 centimètres plus près de l'une des lumières que de l'autre. Il est à remarquer que la distance entre chaque *Phycomyces* et les sources lumineuses est égale, d'un côté, à la ligne qui joint la plante au centre du miroir M, plus la ligne MA qui joint le miroir à la flamme; de l'autre côté, à la ligne qui joint la plante au centre du miroir M', plus la ligne M'A.

Le dispositif employé permettait un contrôle très sérieux. Sup-

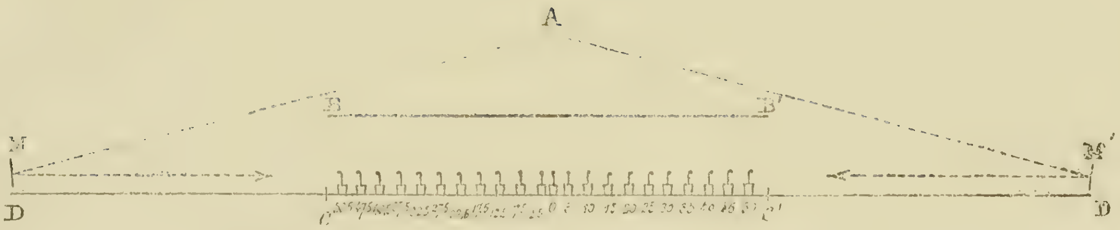


Fig. 1. — A, Flamme de la lampe. — M et M', Miroirs. — BB', Paroi supérieure de la caisse qui recouvre les *Phycomyces* en expérience. — cc', Planchette graduée sur laquelle reposent les *Phycomyces*. — DD', Tablette.

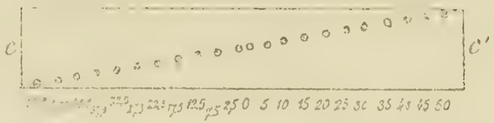

c
c'
0 5 10 15 20 25 30 35 40 45 50

Fig 2. — Planchette de cc' de la figure 1 avec les *Phycomyces* disposés en une ligne oblique.

posons que les *Phycomyces* placés à 0, 2.5, 5, 7.5, 10, 12.5 ne soient pas influencés, c'est-à-dire ne présentent pas de courbure, tandis que les individus à 15 et à 17.5 soient fléchis, l'un à droite, l'autre à gauche : il faut que tous ceux qui sont placés à 20 centimètres et plus, présentent également la courbure. C'est ce qui avait toujours lieu. D'autre part, la courbure doit se montrer à droite et à gauche en des points correspondants, à 15 et à 17.5 centimètres, ou à 22.5 et à 25 centimètres, etc. Lorsque cette concordance ne se manifeste pas, lorsque à droite, par exemple, la courbure se montre à 20 centimètres, tandis qu'à gauche elle commence seulement à 27.5 centimètres, on peut en conclure que les deux sources lumineuses ne sont pas égales : c'est ce qui arrive lorsque l'un des miroirs est déplacé accidentellement pendant le cours de l'expérience.

La graduation de la lumière était obtenue par l'éloignement et le rapprochement des miroirs M et M′ (fig. 1). J'augmentais ainsi la valeur des lignes MO + MA et M′O + M′A. Les deux miroirs étaient toujours à égale distance du point O. L'intensité lumineuse la plus faible correspondait à une distance de $7^{m}50$ ($7^{m}50$ = MO + MA = M′O + M′A). La plus grande intensité correspondait à une distance de $2^{m}50$: elle était neuf fois plus forte que la première.

Le temps pendant lequel on laisse agir la lumière constitue un facteur important. Lorsque la durée de l'expérience est trop faible, la courbure n'est pas nette. Quand la lumière exerce son action pendant trop longtemps, les *Phycomyces* rapprochés du O peuvent eux-mêmes présenter la courbure, même pour une lumière de faible intensité. Une exposition de quatre heures m'a paru la plus convenable : c'est toujours après quatre heures que les observations ont été faites.

Dans toutes les expériences, je cherchais quel était le *Phycomyces* le plus rapproché du point O, qui présentait la courbure héliotropique. Connaissant la distance de cet individu au point O, on en déduit facilement le rapport des intensités lumineuses.

Soit *a* la distance correspondant à MO + MA = M′O + M′A de la figure 1, et *b* la distance du point O au premier *Phycomyces* qui s'est courbé; soit *i* l'intensité lumineuse à gauche et *i′* celle

Fig. 3.

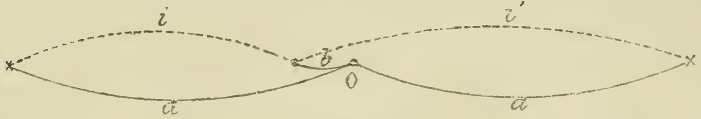
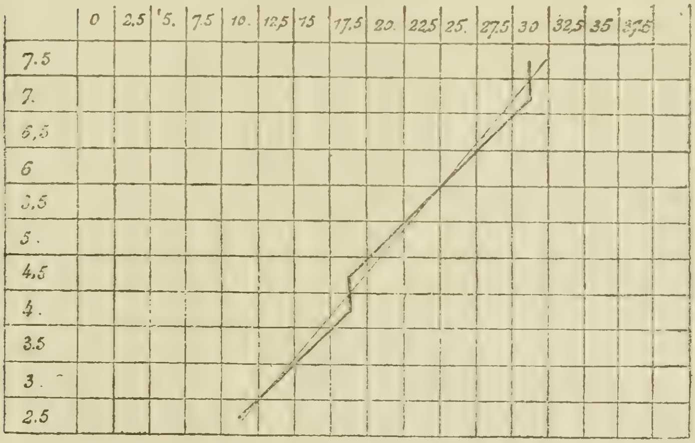


TABLEAU 1.

	0	2,5	5.	7.5	10	12.5	15	17.5	20	22.5	25.	27.5	30	32.5	
7.50													×		1,173
7.													×		1,186
6.50												×			1,134
6.											×				1,187
5,50										×					1,177
5.									×						1,173
4,50								×							1,173
4.								×							1,183
3,5							×								1,186
3.						×									1,187
2,50					×										1,173

TABLEAU 2.



de droite (fig. 3). D'après la loi de l'intensité de la lumière, nous pouvons poser

$$\frac{i'}{i} = \frac{(a+b)^2}{(a-b)^2},$$

et en posant $i = 1$, nous avons

$$i' = \frac{(a+b)^2}{(a-b)^2}.$$

Dans le tableau 1, se trouvent consignés les résultats obtenus. La première colonne verticale indique en mètres les valeurs de a, les colonnes suivantes indiquent en centimètres les valeurs de b, la dernière colonne indique les valeurs de

$$\frac{(a+b)^2}{(a-b)^2}.$$

A partir de la croix, dans chaque colonne horizontale, les *Phycomyces* sont courbés; à gauche, ils sont restés verticaux.

Ainsi que le montre l'inspection du tableau 1, la valeur de

$$\frac{(a+b)^2}{(a-b)^2}$$

reste sensiblement constante dans toutes les expériences. La plus grande divergence n'atteint pas 0.02. La moyenne est égale à 1.179 ou en chiffres ronds à 1.18; un *Phycomyces* placé entre une lumière d'intensité 1 et une autre d'intensité 1.18 se courbe donc vers cette dernière; il distingue une différence lumineuse de $^{18}/_{100}$ ou $^{1}/_{5.55}$: cette fraction est sa *constante proportionnelle*. Cette fraction aurait probablement été plus faible si la lumière avait agi pendant plus de quatre heures. Pour l'homme, les constantes proportionnelles sont :

Sensations lumineuses . .	$^1/_{100}$
Sensations musculaires. .	$^1/_{17}$
Sensations thermiques . .	$^1/_3$
Sensations auditives. . . .	$^1/_3$
Sensations tactiles . . .	$^1/_3$

Quant aux constantes proportionnelles déterminées par M. Pfeffer pour la sensibilité aux substances chimiques, elles sont :

Spermatozoïdes de Fougère . .	$^{30}/_{1}$
Spermatozoïdes de Mousse . .	$^{50}/_{1}$
Bacterium Termo	$^{5}/_{1}$

Ainsi qu'on le voit, la sensibilité lumineuse du *Phycomyces* est un peu plus fine que les sensibilités thermique, acoustique et tactile chez l'homme, et elle est beaucoup plus fine que la sensibilité aux substances chimiques chez les organismes étudiés par M. Pfeffer.

En réunissant par un trait les croix du tableau 1, on obtient la représentation graphique des résultats (trait plein du tableau 2). Si dans toutes les expériences

$$\frac{(a+b)^2}{(a-b)^2}$$

avait été égal à 1.18, c'est-à-dire si les erreurs d'expérience avaient été nulles, le graphique serait une droite. M. le professeur Errera a bien voulu calculer cette ligne.

Substituons dans la formule

$$\frac{(a+b)^2}{(a-b)^2},$$

aux lettres a et b, les ordonnées et les abscisses y et x, nous aurons

$$\frac{(y+x)^2}{(y-x)^2}=c^2=1.18,$$

c étant une constante.

Extrayons la racine carrée :

$$\frac{y+x}{y-x}=\pm c.$$

c devant être positif, nous aurons

$$y + x = cy - cx;$$
$$cy - y = cx + x;$$
$$y = \frac{c + 1}{c - 1} x.$$

De cette équation, nous tirons

$$\operatorname{tg} \alpha = \frac{c + 1}{c - 1},$$

α étant l'angle que fait la droite avec l'axe des x.

Sur le tableau 2, l'unité des grandeurs comptées sur l'axe des y étant 20 fois plus grande que l'unité des grandeurs comptées sur l'axe des x, nous devrons, pour avoir l'angle α sur le tableau, diviser

$$\frac{c + 1}{c - 1} \text{ par } 20,$$

ce qui donne tg $\alpha = 1.209$; d'où $\alpha = 50°24'30''$.

La ligne ainsi calculée est représentée au tableau 2 par le trait fin. Ainsi qu'on le voit, elle s'écarte peu de la ligne brisée.

(Laboratoire de physiologie humaine et laboratoire
de physiologie végétale de l'Université de Bruxelles.)

SENSIBILITÉ

ET

ADAPTATION DES ORGANISMES

A LA CONCENTRATION DES SOLUTIONS SALINES

PAR

Jean MASSART (¹)
Docteur en sciences naturelles.

Sensibilité à la concentration.

M. Pfeffer (²) est, à ma connaissance, le seul auteur qui se soit occupé de la sensibilité des cellules vivantes aux solutions concentrées. Il a fait porter ses recherches sur des spermatozoïdes de Cryptogames et sur des êtres inférieurs : Bactéries et Flagellates. Il a constaté que ces cellules fuient les solutions salines concentrées. Néanmoins, il n'admet pas que celles-ci agissent par leur concentration; d'après lui, la répulsion dépend de la qualité spécifique du composé chimique. Il se fonde sur plusieurs observations dont j'aurai l'occasion de parler plus loin.

Mes expériences ont été faites sur diverses Bactéries, sur divers

---

(¹) Ce travail a paru dans les *Archives de Biologie*, 1889, t. IX, fasc. 4, p. 515.

(²) W. Pfeffer, *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize*. (Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, Bd I, 1884, p. 363.) — Idem, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, Flagellaten und Volvocineen*. (Ibid., Bd II, 1888, p. 582.)

Infusoires Flagellés, sur les Hydres, sur la grenouille verte, enfin sur l'homme.

Les Bactéries et les Flagellates se comportent de trois façons différentes vis-à-vis d'une solution concentrée :

α) Ils fuient la solution (*Spirillum Undula*, *Bacillus Megatherium*, *Chilomonas Paramœcium* et *Bodo saltans*).

β) Ils entrent dans la solution et sont immédiatement plasmolysés (*Polytoma Uvella*).

γ) Ils entrent mais s'adaptent tout de suite à la concentration; ils restent donc mobiles (*Bacterium Termo* et *Tetramitus rostratus*).

A. — *Bactéries.*

La méthode que j'ai employée est à peu près celle de M. Pfeffer. Une goutte du liquide contenant les Bactéries est suspendue à un couvre-objet dans une chambre humide formée par un cadre de carton. Dans la goutte, on introduit des tubes capillaires en verre, contenant la solution dont on veut étudier l'action. Dans mes expériences, cette solution renferme, outre le sel à essayer, une quantité bien déterminée d'un corps qui attire vivement les Bactéries. Je me suis toujours servi, dans ce but, de carbonate de potassium à $0^{gr},00691$ °/₀ ($^5/_{100,000}$ Pm °/₀). Lorsqu'un tube capillaire rempli de cette solution très diluée de carbonate de potassium est placé dans une goutte de purin contenant des spirilles, ceux-ci sont attirés et entrent en grand nombre dans le tube. Au bout de vingt à trente minutes, il en est littéralement encombré. Mais lorsque à la solution de CO^3K^2 on ajoute des quantités croissantes d'un corps neutre, tel que le chlorure de sodium, on constate que les organismes ne pénètrent que dans les solutions les plus faibles, tandis que les solutions concentrées les repoussent. Il existe entre ces deux extrêmes, une concentration qui permet aux Bactéries de s'accumuler près de l'entrée du tube.

Dans les expériences de M. Pfeffer (¹), les tubes ne contenaient

---

(¹) W. Pfeffer, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, etc.* (Loc. cit.)

qu'un seul corps en solution, de sorte que l'attraction et la répulsion étaient déterminées par cette seule substance à des concentrations différentes. Mais pour que les sels minéraux neutres, alcalins et alcalino-terreux attirent les Bactéries, il faut que la goutte où nagent les individus en expérience soit exempte de la moindre trace de ces sels; aussi M. Pfeffer (¹) plaçait-il ses organismes dans l'eau pure; mais dans ces conditions anormales, la sensibilité des Bactéries est très émoussée, comme M. Pfeffer l'a reconnu lui-même. Il y a là une cause d'erreur que j'ai évitée en laissant les êtres dans leur liquide de culture. Dans ces conditions, les sels minéraux neutres ne les attirent pas, et le sel que j'ajoutais à la solution de carbonate de potassium intervenait uniquement comme agent de répulsion. L'attraction absolue, c'est-à-dire celle qui est déterminée par le CO^3K^2, restant la même, les différences observées dans la façon de réagir des Bactéries sont dues exclusivement à la concentration de la solution saline. Nous assistons au conflit entre l'attraction provenant du CO^3K^2 et la répulsion provenant des sels. Suivant que la répulsion est faible ou forte, les Bactéries entrent ou n'entrent pas.

Je me suis servi dans mes expériences des espèces suivantes : *Spirillum Undula*, *Bacillus Megatherium* et *Bacterium Termo*. Les deux premières sont seules sensibles à la concentration. Quant à la dernière, elle entre et vit parfaitement dans des solutions très concentrées (azotate de potassium à 20 °/₀, saccharose à 30 °/₀, etc.); aussi ne m'en suis-je plus occupé. Je crois inutile d'ajouter que je n'attache pas grande importance aux termes par lesquels je désigne les espèces.

Dans les tableaux I, II et III sont consignés les résultats que j'ai obtenus avec les *Sp. Undula* et *B. Megatherium*. Les deux formes vivaient en mélange dans du purin. Dans chaque goutte j'introduisais trois tubes capillaires contenant une même solution. Pour chacune des substances essayées, je faisais dix solutions de concen-

---

(¹) W. Pfeffer, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, etc.* (Loc. cit.)

trations croissantes; la plus faible contenait $^{1}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$, la plus forte, $^{10}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$; ainsi que je l'ai dit, les solutions contenaient en outre $^{5}/_{100\,000}$ Pm de CO^3K^2. Relativement à la quantité de sel contenue dans les solutions, cette faible dose de CO^3K^2 ne pouvait pas influer d'une façon sensible sur leurs propriétés plasmolysantes.

Tableau I.

Coefficient isotonique = 3.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Chlorure d'ammonium. .	Sp. U.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o
Chlorure de sodium . .	Sp. U.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
Cyanure de potassium . .	Sp. U.	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	B. M.	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
Chlorure de potassium. .	Sp. U.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
Azotate d'ammonium . .	Sp. U.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	a	o	o	o	o
Azotate de sodium . . .	Sp. U.	A	A	A	A	a	a	a	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
Azotate de potassium . .	Sp. U.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o

Coefficient isotonique = 3.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Bromure de potassium.	Sp. U.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
Chlorate de potassium.	Sp. U.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o
Iodure de potassium	Sp. U.	A	A	A	A	a	a	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o

Dans ces trois tableaux, Sp. U. = *Spirillum Undula*, B. M. = *Bacillus Megatherium*. A indique que les Bactéries ont pénétré dans toute la longueur du tube, c'est-à-dire que la répulsion est nulle; a, qu'elles ne se sont accumulées que près de l'entrée, là où la solution est diluée par suite de la diffusion, c'est-à-dire que la répulsion est faible; o, que rien n'est entré : l'attraction du CO^3K^2 est entièrement détruite par la concentration saline. Les chiffres 1 à 10 indiquent la dose du sel en millièmes du poids moléculaire exprimé en grammes, la quantité d'eau étant 100 grammes.

De ce tableau, il résulte que, sauf de légères divergences, les *Spirillum Undula* et les *Bacillus Megatherium* sont entrés dans les solutions dont la concentration était égale ou inférieure à $^{4}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$; que la répulsion était manifeste lorsque la concentration atteignait $^{5}/_{1000}$ et $^{6}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$; qu'elle était devenue prépondérante à $^{7}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$ et au delà.

La solution la plus forte qui n'exerce aucune répulsion sensible est presque partout de $^{4}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$: pour produire une action égale, il faut donc un même nombre de molécules. Si, au lieu de préparer les solutions en tenant compte des poids moléculaires, on faisait des solutions contenant des poids absolus égaux des sels, on constaterait que la répulsion est inversement proportionnelle au poids moléculaire. Il en résulte que le chlorure d'ammonium à $0^{gr}3$ % exerce une répulsion plus que triple de l'iodure de potassium à $0^{gr}3$ %, puisque le poids moléculaire de Cl am est 53.5 et celui de IK, 166.1.

TABLEAU II.

Coefficient isotonique = 4.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Carbonate de sodium .	Sp. U.	A	a	a	a	o	o	o	o	o	o
	B. M.	A	a	a	o	o	o	o	o	o	o
Sulfite de sodium. . . .	Sp. U.	A	A	a	a	o	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o
Sulfate d'ammonium . .	Sp. U.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
Phosphate d'ammonium .	Sp. U.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
Carbonate de potassium .	Sp. U.	A	A	a	a	o	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	o	o	o	o	o	o
Phosphate de sodium . .	Sp. U.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
Sulfate de sodium . . .	Sp. U.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o

Coefficient isotonique = 4.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sulfo-sulfate de sodium.	Sp. U.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
Oxalate de potassium	Sp. U.	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	B. M.	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
Phosphate de potassium	Sp. U.	A	A	A	a	o	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
Sulfate de potassium	Sp. U.	A	A	A	a	o	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	o	o	o	o	o	o
Tartrate de potassium	Sp. U.	A	A	A	A	a	o	o	o	o	o
	B. M.	A	A	A	a	a	o	o	o	o	o
Azotate de calcium	Sp. U.	a	a	o	o	o	o	o	o	o	o
	B. M.	a	a	o	o	o	o	o	o	o	o

Le cyanure de potassium repousse les Bactéries dans toutes les expériences. Il agit par ses propriétés chimiques et non par sa concentration.

Dans la grande majorité des cas, la forte attraction cesse à $^{3}/_{1000}$ Pm $^{o}/_{o}$; la répulsion se fait sentir dès que la concentration atteint $^{4}/_{1000}$ Pm $^{o}/_{o}$.

Plusieurs corps ont donné des résultats divergents. L'oxalate de potassium repousse même à $^{1}/_{1000}$ Pm $^{o}/_{o}$. Ses propriétés chimiques y jouent évidemment un rôle. L'azotate de calcium agit très faiblement; il y a probablement double décomposition :

$$(AzO^3)^2Ca + CO^3K^2 = CO^3Ca + 2AzO^3K.$$

Tout le carbonate de potassium étant détruit, il n'y a pas de raison pour que les Bactéries entrent dans le tube capillaire, à moins qu'elles n'y soient attirées par le carbonate de calcium, ce qui ne paraît pas être le cas.

Le carbonate de sodium a une action répulsive énergique à cause de sa réaction franchement alcaline : les effets de l'alcalinité et de la concentration s'additionnant. Il est à remarquer que lorsqu'on présente aux Bactéries une solution de carbonate de sodium pur, sans carbonate de potassium, on ne constate jamais d'attraction, contrairement à ce qui a lieu pour le carbonate de potassium pur.

Le carbonate de potassium en solution assez concentrée repousse également, mais d'une façon moins manifeste, puisqu'il attire d'une part, en vertu de ses propriétés chimiques, et repousse de l'autre, en vertu de son alcalinité et de sa concentration, de sorte que les Bactéries ne le fuient que lorsqu'il est suffisamment concentré.

Pour les autres corps figurant à ce tableau, nous pouvons tirer des conclusions analogues à celles du tableau I : pour produire une même répulsion, il faut un même nombre de molécules; la répulsion est inversement proportionnelle au poids moléculaire.

Les résultats obtenus avec les corps qui figurent au tableau III sont des plus discordants. Par l'urée et la lactose, la forte attraction se fait sentir jusqu'au 6 ou 7. Pour la glycérine, elle existe à toutes les concentrations. M. Pfeffer (¹) avait observé également que les organismes inférieurs entrent dans des solutions concentrées de glycérine. C'est surtout sur ce fait qu'il se base pour rejeter l'action répulsive de la concentration. Quant à l'asparagine, elle ne

---

(¹) W. Pfeffer, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, etc.* (Loc. cit.)

repousse pas les *Spirillum Undula*, tandis que les *Bacillus Megatherium* ne se portent en masse que dans des solutions contenant au maximum 6 millièmes du poids moléculaire exprimé en grammes. La dextrose et la saccharose ne repoussent que très faiblement l'une et l'autre des Bactéries essayées.

Tableau III.

Coefficient isotonique = 2.		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Urée	Sp. U.	A	A	A	A	A	A	A	a	a	a
	B. M.	A	A	A	A	A	A	a	a	a	o
Glycérine	Sp. U.	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	B. M.	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Asparagine	Sp. U.	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	B. M.	A	A	A	A	A	A	a	a	o	o
Dextrose	Sp. U.	A	A	A	A	A	A	A	A	a	a
	B. M.	A	A	A	A	A	A	A	A	a	a
Saccharose	Sp. U.	A	A	A	A	A	A	A	A	a	a
	B. M.	A	A	A	A	A	A	A	A	a	a
Lactose	Sp. U	A	A	A	A	A	A	a	a	a	a
	B. M.	A	A	A	A	A	A	a	a	a	a
Sulfate de magnésium	Sp. U.	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
	B. M.	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o

M. de Vries (1) a démontré que le coefficient isotonique réel de la glycérine est plus faible que celui que l'on trouve théoriquement. Une petite quantité de ce corps pénètre à l'intérieur de la cellule; l'attraction du suc cellulaire pour l'eau augmente, et pour plasmolyser la cellule, il faut employer la glycérine à une concentration plus élevée que ne l'indique le calcul. Il est probable que chez les Bactéries cette substance passe également dans la cellule : l'individu dont la turgescence est ainsi augmentée ressent moins les effets de la concentration. Il en est probablement de même, mais à un moindre degré, de l'asparagine pour les Spirilles, de la dextrose et de la saccharose pour les deux Bactéries. Pour ces deux derniers cas, M. de Vries (2) a également trouvé un coefficient isotonique trop faible : 1.81 et 1.88 au lieu de 2.

Les tubes contenant le sulfate de magnésium n'ont jamais montré la moindre attraction. Il est probable qu'il s'agit ici d'une double décomposition, comme pour le nitrate de calcium :

$$SO^4Mg + CO^3K^2 = SO^4K^2 + CO^3Mg.$$

Si nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les trois tableaux qui précèdent, nous constatons que le *Spirillum Undula* et le *Bacillus Megatherium* ont à peu près la même sensibilité à la concentration. La seule différence bien manifeste consiste dans leur inégale sensibilité à l'asparagine. Le Spirille ne paraît pas influencé, tandis que le Bacille est repoussé dès que la concentration dépasse $^{6}/_{1000}$ Pm %.

La quantité de sel nécessaire pour empêcher l'attraction du carbonate de potassium de se produire, est parfois bien faible. Ainsi il suffit de $0^{gr}214$ % de chlorure d'ammonium pour mettre en fuite les Bactéries. (Tableau I.)

---

(1) Hugo de Vries, *Ueber den isotonischen Coefficient des Glycerins.* (Botanische Zeitung, nos 15 et 16, 1888.)

(2) Hugo de Vries, *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.* (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd XIV, 1884.)

Pour obtenir un même effet, il faut que la solution contienne un même nombre de molécules salines.

Dans les tableaux I et II (sels minéraux et organiques), les résultats fournis par les corps de chaque groupe sont assez concordants. Dans le tableau III, l'urée et la lactose pour les deux Bactéries et l'asparagine pour le *Bacillus Megatherium* ont donné des chiffres qui se rapportent à $^6/_{1000}$ de Pm °/₀. Ce sont probablement les seuls corps de ce tableau qui ne pénètrent pas dans la cellule. Il est vraiment remarquable que l'urée ne paraisse pas traverser les Bactéries étudiées. En effet, M. de Vries (¹) a constaté que le protoplasma de certaines plantes est perméable pour cette substance. Si nous laissons de côté les autres substances qui figurent à ce tableau, nous trouvons donc que pour les corps à coefficient isotonique égal à 2, l'attraction cesse à $^6/_{1000}$ Pm °/₀; pour les substances à coefficient isotonique égal à 3, elle cesse à $^4/_{1000}$ Pm °/₀; pour celles à coefficient isotonique égal à 4, elle cesse à $^3/_{1000}$. Si l'on veut bien se reporter aux explications que nous avons données dans l'introduction, pour les solutions isotoniques, on s'apercevra que les solutions qui repoussent les Bactéries ont la même attraction pour l'eau, c'est-à-dire qu'elles sont isotoniques. Nous pouvons donc affirmer que *la répulsion exercée par les corps dissous est proportionnelle à leur coefficient isotonique et inversement proportionnelle à leur poids moléculaire.*

En présence de ce fait, il est logique d'admettre que la sensibilité à la concentration est mise en jeu par les modifications que subit le protoplasma par suite de l'élimination de l'eau. L'organisme s'aperçoit de la perte d'eau et il tend à quitter les régions où il est exposé à cette cause de destruction. Il est à remarquer qu'il fuit des solutions bien plus faibles que celles où il subirait le ratatinement. En effet, les *Spirillum Undula* ne sont pas encore déformés par une solution à $^{20}/_{1000}$ Pm °/₀ de ClNa, tandis qu'ils sont repoussés par une solution à $^5/_{1000}$ Pm °/₀ du même sel.

(¹) HUGO DE VRIES, *Ueber die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff.* (BOTANISCHE ZEITUNG, nᵒˢ 19 et 20, 1889.)

Il existe des corps, tels que le cyanure de potassium et l'oxalate de potassium, qui possèdent un pouvoir répulsif considérable, même à très faible dose. C'est un fait analogue à la répulsion constatée par M. Pfeffer (¹) pour l'alcool. Ceci est un argument invoqué par cet auteur pour prouver que la répulsion n'est jamais due qu'aux propriétés chimiques des corps. Il est évident que le cyanure de potassium, l'oxalate de potassium et l'alcool agissent en vertu de leur influence délétère sur les êtres vivants, mais il reste vrai que les corps neutres ne repoussent que lorsqu'ils sont assez concentrés pour exercer une action osmotique déterminée. Si nous réservons le nom de *chimiotactisme négatif* à la répulsion exercée par les premiers corps, nous pouvons appeler *tonotactisme négatif* la répulsion déterminée par les corps dissous, en vertu de la concentration.

B. — *Infusoires Flagellés.*

Les expériences sur les Flagellates ont été faites de la même manière que celles sur les Bactéries. Dans le purin contenant les Bactéries des recherches précédentes, se trouvaient un grand nombre de *Polytoma Uvella*. Ceux-ci entrèrent dans tous les tubes, même dans les solutions à $^{10}/_{1000}$ Pm °/₀. Cette espèce pénètre dans des liquides bien plus concentrés encore : ainsi ils se portent en masse dans des tubes capillaires contenant des solutions de saccharose à 20 °/₀, de glycérine à 10 °/₀, d'extrait de viande (Cibils) à 10 °/₀, d'acétate de potassium à 10 °/₀, de phospholactate de calcium à 10 °/₀, etc. ; mais à peine entrés, ils subissent la plasmolyse, leurs mouvements cessent et ils tombent dans les portions déclives du tube. Ils entrent aussi dans des solutions de carbonate de potassium et de carbonate d'ammonium à 10 °/₀; ils gonflent et meurent aussitôt qu'ils arrivent en contact avec ces solutions; ils s'accumulent en si grand nombre dans le capillaire que l'orifice en est bientôt obstrué ; la diffusion du liquide continuant, de nouveaux

---

(¹) W. Pfeffer, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, etc.* (Loc. cit.

individus arrivent constamment et pénètrent dans le tube en repoussant devant eux l'obstacle formé par les cadavres. Lorsqu'un tube capillaire contenant cette solution est plongé dans une goutte où nagent des *Polytoma*, ceux-ci sont tous pris au piège au bout de quelques minutes.

Le *Bodo saltans* a été étudié par M. Pfeffer (^{1}). J'ai fait quelques expériences avec le *Chilomonas Paramœcium*. Ces deux Flagellates, mais surtout le dernier, sont très sensibles à la concentration. Les *Chilomonas* sont fortement attirés par une solution d'asparagine à $^1/_{1000}$ Pm $^0/_0$; la solution à $^2/_{1000}$ Pm $^0/_0$ les repousse déjà; aucun individu n'entre dans une solution à $^5/_{1000}$ Pm $^0/_0$.

Quant au *Tetramitus rostratus*, mes expériences ne sont pas assez nombreuses pour que je puisse en tirer des conclusions formelles. Je me contenterai de faire remarquer qu'il entre et vit sans en paraître incommodé dans des solutions contenant, outre $^5/_{100000}$ Pm $^0/_0$ de CO^3K^2, $^{50}/_{1000}$ Pm $^0/_0$ de nitrate de potassium.

Le groupe des Flagellates nous présente donc un organisme qui pénètre dans les solutions concentrées sans subir aucune influence nuisible (*Tetramitus*), un autre qui y entre mais y est plasmolysé (*Polytoma*), d'autres enfin qui sont sensibles à la concentration (*Bodo* et *Chilomonas*). Ce dernier est même plus sensible que les Bactéries.

C. — *Hydres.*

Les expériences sur ces animaux sont très difficiles à exécuter. Lorsqu'on approche de l'extrémité d'un des bras d'une Hydre bien étalée la pointe effilée d'une pipette contenant une solution saline concentrée, on constate que l'animal retire le bras aussitôt qu'on laisse couler sur lui un mince filet de liquide concentré. Quand la solution est faible, le bras reprend, au bout de peu de secondes, sa longueur primitive ; mais lorsque la concentration est plus élevée, les deux bras voisins du bras excité se rétractent à leur tour, puis encore les deux voisins et ainsi de suite jusqu'à ce que tous les bras

---

(^{1}) W. Pfeffer, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien, etc.* (Loc. cit.)

soient contractés; puis, d'un mouvement brusque, le corps lui-même se raccourcit et l'individu tout entier prend la forme ovoïdale. On constate très bien ici l'irradiation des réflexes : il suffit d'agir sur l'extrémité libre d'un des bras pour que l'excitation se propage de proche en proche à tous les bras, puis au corps de l'animal. L'expérience réussit d'une manière particulièrement favorable avec les grands individus d'Hydre brune. Il faut avoir soin de ne pas toucher directement le bras et de provoquer le moins possible de courants dans le liquide.

Par suite des nombreuses causes d'erreur provenant de la rapide diffusion de la solution, il n'a pas été possible de vérifier les lois des coefficients isotoniques.

D. — *Grenouille* (¹).

Pour étudier la sensibilité à la concentration chez les grenouilles, il est indispensable d'annihiler la motilité volontaire : il suffit d'employer des individus dont le cerveau a été récemment détruit ou dont la tête a été enlevée au niveau de la première vertèbre cervicale. La patte plongée dans une solution concentrée en est retirée instantanément par voie réflexe, par l'animal; dans le cas où la solution est plus faible, la rétraction totale du membre est précédée de petits mouvements de rétraction partielle et de frémissements peu marqués. Dans une solution plus faible encore, aucune manifestation ne se produit.

J'avais l'intention de rechercher si les lois des coefficients isotoniques sont applicables à ce mode de sensibilité de la grenouille. Mais je n'ai pas pu déduire de mes expériences des conclusions suffisamment nettes. Il y a pour cela plusieurs raisons : la sensibilité à la concentration varie considérablement suivant les individus; lorsqu'une même grenouille est soumise à beaucoup d'expériences successives, elle éprouve des modifications dans sa sensibilité :

(¹) Les recherches sur les grenouilles ont été faites au laboratoire de physiologie humaine, à l'Université de Bruxelles.

celle-ci est tantôt augmentée, tantôt diminuée. C'est ce que montrent clairement les tableaux IV, V et VI. Les résultats de chaque tableau ont été fournis par une grenouille différente. Les chiffres 1

Tableau IV.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Chlorure de sodium . .	rien	rien	30 40 60	30 42 51	18 21	11	6	6	8	8
Chlorure d'ammonium . .	rien	rien	18 24 a 36 47 60 87	17 30 55	30 35 40 55	50 54	40	9	5	5
Sulfate de sodium . . .	13	10	5	22 36	5	8	7	3	5	9

Tableau V.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sulfate de sodium .	rien	rien	rien	rien	rien	92	12 90	9 80	8 80	10 70
Chlorure d'ammonium .	rien	26 35 57 à 60 68 80	21 33 49 60 70	17 34 44 50	11 17 20	16 30	12 22	12	10	9
Chlorure de sodium . . .	rien	rien	rien	rien	21	8	16	rien	rien	rien

Tableau VI.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Sulfate de sodium . . .	rien	30 50 70 81	18 24 50	19	16	20	22	20	32	15
Chlorure d'ammonium . .	rien	34	21	19 21	17 20	10	10	12	8	9
Chlorure de sodium . . .	rien	rien	rien	rien	rien	7	6	6	11	15

à 10 qui surmontent les tableaux indiquent la teneur en centièmes du poids moléculaire exprimé en grammes. Dans les tableaux, les chiffres en petits caractères désignent le nombre de centièmes de minute après lesquels se produisaient des frémissements ou des rétractions partielles, et les chiffres en gros caractères indiquent le temps écoulé entre l'immersion du membre dans l'eau et sa rétraction totale.

Ainsi, l'on voit dans le tableau IV que la patte immergée dans la solution de chlorure d'ammonium à $^{5}/_{100}$ Pm $^{0}/_{0}$, a éprouvé des frémissements et des rétractions partielles, lorsqu'elle y avait séjourné pendant $^{30}/_{100}$ de minute, elle revint au calme pendant $^{5}/_{100}$ puis présenta des frémissements; revint encore une fois au calme pendant $^{5}/_{100}$ frémit de nouveau lorsque le métronome battit pour la quarantième fois, resta au repos pendant $^{15}/_{100}$ enfin elle fut retirée entièrement après un séjour total de $^{55}/_{100}$ de minute.

Je me suis servi du chlorure de sodium, du chlorure d'ammonium et du sulfate de sodium. Pour bien mettre en lumière la part qui revient aux modifications survenues dans l'excitabilité des grenouilles, j'ai interverti dans les deux dernières séries d'expériences l'ordre d'emploi de ces différents sels. J'ai toujours fait agir d'abord la solution la plus faible, puis des solutions graduellement croissantes. Entre deux immersions consécutives, la patte était plongée quelques instants dans l'eau pure. Enfin, lorsque toute la série des solutions d'un même sel était épuisée, la grenouille était mise au repos pour une heure.

En comparant les tableaux IV, V et VI, on constate que les grenouilles réagissent parfaitement à la concentration lorsqu'elles sont récemment décapitées (premières expériences de chaque tableau). Le *stade latent de l'excitation* diminue de longueur à mesure que la concentration augmente, sans qu'il y ait aucune relation constante entre ces deux termes. A la seconde série d'expériences de chaque tableau et surtout à la troisième série, les résultats deviennent très discordants, ce qui est évidemment dû aux troubles apportés dans l'excitabilité par le traumatisme et par les excitations subies antérieurement. Enfin, les diverses grenouilles ont fourni des résultats différents. Il ne peut en être autrement. Quand on décapite les grenouilles, il est absolument impossible de trancher la moelle exactement au même point pour tous les individus : l'un conservera plus de cellules nerveuses que l'autre, ce qui doit donner lieu à des divergences dans la rapidité et la régularité avec lesquelles se produisent les réflexes.

En somme, les mouvements réflexes de la grenouille peuvent servir à démontrer la sensibilité à la concentration, mais nullement à en déterminer les lois.

É. — *Homme.*

La conjonctive est constamment mouillée par les larmes, c'est-à-dire par un liquide aqueux tenant en solution des sels et des substances albuminoïdes. Ces derniers corps ont un poids moléculaire trop élevé pour qu'ils puissent modifier d'une manière appréciable l'attraction pour l'eau des substances salines contenues dans les larmes. Les sels doivent donc seuls entrer en ligne de compte lorsqu'on veut déterminer le pouvoir plasmolysant de la sécrétion lacrymale.

Chacun sait que le contact de l'eau pure produit sur l'œil une sensation désagréable, et que d'autre part l'introduction entre les paupières d'une solution saline concentrée irrite également la conjonctive. Il existe entre ces deux extrêmes des liquides qui n'irritent pas plus la conjonctive que ne le font les larmes. Je m'étais proposé de rechercher quelle est la concentration qui est complètement indifférente. Cette solution doit être isotonique avec les larmes.

Les expériences ont été faites sur deux hommes. Les solutions étaient chauffées à 35° ou 36° dans une étuve à température constante. Le sujet en expérience ne savait pas quelle solution était introduite dans son œil. Cette ignorance était indispensable pour éviter l'autosuggestion et les erreurs d'appréciation qui en résultent. A l'aide d'une pipette, quelques gouttes étaient instillées dans l'angle interne de l'œil; des essais préliminaires avaient montré que l'angle interne est beaucoup plus sensible à la concentration que le restant de l'organe.

Les solutions contenaient de $^5/_{1000}$ à $^{50}/_{1000}$ Pm °/₀. J'ai essayé les corps suivants : chlorure de sodium, sulfate de sodium, urée, citrate de lithium, asparagine, sulfate de magnésium, azotate de calcium et phosphate de potassium. Les quatre premiers ont seuls donné des résultats satisfaisants. Les autres corps irritent fortement l'œil; l'asparagine et le phosphate de potassium ont une réaction acide; quant à l'azotate de calcium et au sulfate de magnésium, leur action irritante tient peut-être à leurs propriétés chimiques.

On sent très distinctement la différence entre les solutions *hypotoniques* et les solutions *hypertoniques*. L'excitation déterminée par les premières est diffuse et ne se produit qu'après quelques instants. La sensation que l'on éprouve est celle d'un frottement : c'est comme si la conjonctive palpébrale glissait difficilement sur la conjonctive bulbaire. On a une tendance à tenir les paupières ouvertes. Les solutions hypertoniques provoquent une irritation presque instantanée et nettement localisée à la caroncule lacrymale. Les paupières sont spasmodiquement serrées et il faut une grande force de volonté pour les tenir ouvertes. Ainsi que l'a montré

M. Magaard (¹), toute irritation de la conjonctive provoque une hypersécrétion lacrymale. Ici, l'on observe également un afflux de larmes très prononcé.

Tableau VII.

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	S. I.
Chlorure de sodium.	—	—	—	—	o	+	+	+	+	+	25
Sulfate de sodium .	—	—	o	+	+	+	+	+	+	+	15
Citrate de lithium .	—	—	o	o	+	+	+	+	+	+	17,5
Urée	—	—	—	—	—	o	o	+	+	+	32,5

Tableau VIII.

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	S. I.
Chlorure de sodium.	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	22,5
Sulfate de sodium .	—	—	—	o	+	+	+	+	+	+	20
Citrate de lithium .	—	—	o	+	+	+	+	+	+	+	15
Urée	—	—	—	—	o	o	+	+	+	+	27,5

(¹) H. Magaard, *Ueber das Secret und die Secretion des menschlichen Thränendrüse.* (Virchow's Archiv, Bd LXXXIX, 1882.)

Les résultats consignés aux tableaux VII et VIII ont été fournis par les deux sujets en expérience. Les chiffres placés au-dessus des colonnes verticales désignent la dose de substance en millièmes du poids moléculaire exprimé en grammes. Le signe (—) indique que la solution était sentie comme hypotonique, le signe (+), qu'elle était sentie comme hypertonique, le signe (o), qu'elle ne produisait aucune sensation, c'est-à-dire qu'elle était isotonique avec les larmes. Dans la dernière colonne verticale, marquée S. I., sont collationnées les concentrations indifférentes.

En comparant les résultats fournis par les diverses substances, on voit que pour l'un et l'autre des observateurs, la solution indifférente de SO^4Na^2 et de $C^6O^7H^5Li^3$ contient moins de molécules que la solution analogue de ClNa, tandis que la solution de $CO\,(AzH^2)^2$ en contient davantage. Ces faits tendent à faire admettre que *la sensibilité de l'œil à la concentration suit les lois des coefficients isotoniques.*

Il était intéressant de rechercher si l'œil peut être anesthésié pour la concentration comme il l'est, par la cocaïne, pour la douleur et le contact. Lorsqu'on introduit dans l'œil une solution de chlorhydrate de cocaïne à 1 $^{\circ}/_{\circ}$, l'instillation subséquente d'une goutte d'une solution de ClNa à $^1/_{10}$ Pm $^{\circ}/_{\circ}$ ($5^{gr}85$ $^{\circ}/_{\circ}$) ne donne aucune sensation désagréable, tandis que ce liquide détermine une cuisson intense dans l'œil non anesthésié. Mais le résultat est tout différent lorsque à la solution de cocaïne on ajoute d'emblée une certaine quantité de ClNa. L'expérience suivante le prouve.

On fait une solution contenant :

Eau	100
Chlorhydrate de cocaïne	1
Chlorure de sodium	5,85

Le liquide est chauffé à 36°, puis on en instille 3 centimètres cubes dans l'œil ; on laisse couler goutte à goutte de manière à introduire les 3 centimètres cubes en l'espace de trois ou quatre minutes. Dès le début de l'instillation, l'œil est complètement anesthésié pour le contact et la douleur, comme on s'en assure en promenant un corps étranger à la surface du globe. Néanmoins, on ressent une douleur intense, presque insupportable, identique à celle que donne l'introduction dans l'autre œil d'une solution de ClNa à la même concentration. L'œil est alors rincé soigneusement avec la solution de ClNa à 5.85 °/₀; la douleur persiste.

Cette expérience semble démontrer que les différentes sensibilités de la muqueuse oculaire sont l'apanage exclusif de terminaisons nerveuses indépendantes. Il y aurait dans cette hypothèse une sorte de terminaisons ayant pour fonction de sentir la concentration. Les éléments seront d'autant plus sensibles à la concentration que des solutions s'écartant moins de la solution indifférente y provoqueront des modifications plus accentuées. Supposons qu'une solution *très légèrement* hypotonique donne lieu à la pénétration d'eau dans ces cellules terminales : le protoplasma se gorge de liquide et éprouve une altération : celle-ci est le point de départ d'une impression qui se transmet au cerveau. Au contraire, une solution *un peu* hypertonique provoque l'élimination de l'eau qui imbibe le protoplasma; celui-ci se dessèche partiellement et il subit encore une fois une légère altération qui est communiquée par les filets nerveux aux cellules sensitives du cerveau. On comprend dès lors que les terminaisons nerveuses excitables par la concentration seront d'autant plus facilement impressionnées que leur protoplasma est plus perméable à l'eau. Il faut que la plus faible hypotonie du liquide ambiant provoque la pénétration de l'eau dans les cellules, et inversement. Il est donc logique de supposer que de toutes les terminaisons nerveuses que renferme la conjonctive, les éléments que nous considérons en ce moment sont les premiers plasmolysés par une solution hypertonique. Mais le premier effet de la plasmolyse est d'empêcher l'absorption par les terminaisons nerveuses du liquide étalé sur la muqueuse oculaire. En effet, la plasmolyse nous indique qu'il s'est produit un courant de l'intérieur de la cellule vers l'extérieur, tandis que l'absorption n'est sensible que lorsqu'il y a un courant se dirigeant vers l'intérieur.

La cocaïne ne peut influencer les terminaisons nerveuses que lorsqu'elle pénètre dans leur protoplasma; si certaines cellules sont plasmolysées par le véhicule de cet alcaloïde, elles risquent d'échapper à son action. C'est à ce résultat que nous sommes parvenu en instillant dans l'œil la cocaïne additionnée de ClNa. Les cellules ordinaires et les terminaisons nerveuses pour la douleur et le contact absorbent l'alcaloïde avant d'être plasmolysées et subissent par conséquent l'anesthésie. Mais les corpuscules sensibles à la concentration sont plasmolysés avant tous les autres éléments, en vertu même de leur fonction; la cocaïne n'étant pas absorbée, leur anesthésie n'a pas lieu. et la cuisson intense, résultant de l'application de la solution concentrée, est parfaitement perçue.

On peut se demander quel profit les organismes retirent de leur sensibilité à la concentration. Pour les êtres inférieurs, l'avantage est évident : comme les solutions concentrées sont nuisibles à presque tous, ils ont un grand intérêt à posséder un moyen qui leur fasse connaître les solutions à éviter. Il en est de même pour les Hydres et les Batraciens.

Les larmes sont constamment étalées à la surface de l'œil humain par les mouvements des paupières. Mais par suite de l'évaporation, elles tendent à se concentrer. Si l'organisme n'avait pas un mode de sensibilité qui le prévînt de l'imminence du danger, l'évaporation continuerait à agir et la conjonctive serait bientôt desséchée. Le résultat inévitable serait l'ulcération de la cornée et la perte fonctionnelle de l'organe. Mais a peine la concentration atteint-elle une certaine limite que le réflexe du clignement se produit, les paupières étalent à la surface de la cornée une nouvelle goutte de larmes, tandis que le liquide concentré s'accumule dans le lac lacrymal pour passer de là dans les voies lacrymales.

Cohnheim a décrit sur la cornée des filaments nerveux spéciaux dont les ramifications très déliées passent entre les cellules épithéliales et se terminent par un petit renflement. Ce bouton qui flotte librement dans le liquide lacrymal pourrait bien être l'élément qui est impressionné par la concentration.

Adaptation aux solutions concentrées.

A. — *Bactéries.*

Lorsqu'un *Spirillum Undula* est placé dans une solution saline concentrée, il subit un ratatinement. Avec un peu d'attention, ce phénomène est bien visible. Le corps, au lieu de rester régulier, paraît déprimé en certains points. Quand le Spirille est laissé dans une solution qui le plasmolyse énergiquement, il ne tarde pas à être tué. Dès lors, le protoplasma n'oppose plus la moindre résistance à l'osmose, et la cellule reprend sa forme normale. L'introduction dans le liquide d'une très faible quantité de vert de méthyle permet de distinguer les individus morts des individus vivants, mais momentanément immobiles. Les morts se colorent très vivement en vert, tandis que les vivants ne prennent qu'une légère teinte bleuâtre.

TABLEAU IX.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Chlorure de sodium . . .	v.n.p.	v.n.p.	v.p.	v.p.	v.p.	m.	m.	m.	m.	m.
Azotate de potassium . .	v.n.p.	v.n.p.	v.p.	v.p.	v.p.	m.	m.	m.	m.	m.
Glycérine . .	v.n.p.	v.n.p.	v.n.p.	v.n.p.	v.n.p.	v.n.p.	v.n.p.	m.	m.	m.

Le tableau IX montre l'action de solutions concentrées sur les Spirilles. Les chiffres indiquent la dose de sel en centièmes du poids moléculaire exprimé en grammes, v.n.p. indique que les Spirilles sont vivants, non plasmolysés; v. p., qu'ils sont vivants mais plasmolysés; m., qu'ils sont morts et ne présentent donc plus la plasmolyse. Les observations étaient faites dix-neuf heures après l'immersion des Bactéries dans la solution saline.

Ainsi que le montre l'inspection de ce tableau, le chlorure de sodium et l'azotate de potassium agissent énergiquement sur les Spirilles; tandis que ceux-ci peuvent vivre dans des solutions de glycérine de concentration bien supérieure. Il paraît même que ce corps ne les plasmolyse pas. Il pénètre très facilement dans les cellules; mais dès que sa concentration dans le protoplasma atteint une certaine limite, il détermine sa mort. Je m'étais proposé d'essayer la sensibilité à la concentration des Spirilles ainsi traités pendant dix-neuf heures par des solutions assez fortes de ClNa. J'ai dû renoncer à ce dessein parce que ces organismes deviennent malades dès que la solution est à $^{1}/_{100}$ Pm $^{0}/_{0}$; dans ces conditions, leurs mouvements présentent la plus grande irrégularité.

Tableau X.

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
Spirilles sortant du purin ordinaire.	a	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Spirilles cultivés 20 h. dans le purin additionné de $\frac{3}{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$ de ClNa.	A	A	a	a	0	0	0	0	0	0
Spirilles cultivés 20 h. dans le purin additionné de $\frac{6}{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$ de ClNa.	A	A	A	a	a	0	0	0	0	0
Spirilles cultivés 20 h. dans le purin additionné de $\frac{9}{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$ de ClNa.	A	A	A	A	a	a	a	a	0	0

Pour étudier les modifications qu'un séjour prolongé dans une solution normale apporte dans la sensibilité des Spirilles, j'ai placé ces êtres pendant vingt heures dans des solutions contenant $^{3}/_{1000}$, $^{6}/_{1000}$ et $^{9}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$ de chlorure de sodium. Dans ces liquides, leur motilité n'est pas altérée. Les observations sont résumées dans le tableau X. Les lettres ont la même signification que celles des tableaux I, II et III. Les expériences furent également faites de la même façon : des capillaires contenant les solutions de chlorure de sodium à essayer étaient glissés dans la goutte où nageaient les Spirilles. De même que dans les expériences résumées dans les tableaux I, II et III, le liquide des capillaires contenait, outre le chlorure de sodium, $^{5}/_{1000,000}$ Pm $^{0}/_{0}$ de carbonate de potassium qui exerçait l'attraction. Les chiffres placés au-dessus des colonnes verticales indiquent la dose de chlorure de sodium des tubes capillaires, en millièmes du poids moléculaire exprimé en grammes.

De l'inspection de ce tableau, il résulte que les Spirilles cultivés dans les solutions de chlorure de sodium pénètrent dans des solutions bien plus concentrées que celles qui repoussent activement les individus ordinaires. Tandis que ceux-ci n'entrent en masse que dans des solutions de chlorure de sodium à $^{4}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$, les Spirilles cultivés dans du purin contenant $^{9}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$ de ce sel, ne sont pas même repoussés sensiblement par une solution à $^{20}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$. On peut en conclure que ces êtres peuvent s'adapter en peu de temps à des liquides cinq fois plus concentrés que leur milieu de culture ordinaire.

B. — *Flagellate.*

Parmi les êtres appartenant à ce groupe, *Polytoma Uvella* a été seul examiné. Un individu placé dans une solution concentrée est aussitôt plasmolysé ; lorsque la concentration n'est pas trop forte, il reprend bientôt sa forme normale. C'est ce que prouve l'expérience suivante :

A du purin contenant des *Polytoma*, j'ajoute de l'azotate de potassium, de façon à former une solution à $^{1}/_{100}$ Pm $^{0}/_{0}$: tous les Flagellates sont plasmolysés.

Après un jour, ils sont revenus à leur état primitif. J'ajoute encore du nitrate, de manière à constituer une solution à $^2/_{100}$ Pm °/₀. Immédiatement après, les individus sont de nouveau plasmolysés.

Le lendemain, la plasmolyse a persisté. La solution est alors additionnée de saccharose de telle sorte qu'elle en contienne $^1/_{100}$ Pm °/₀.

Vingt-quatre heures après, tout a repris son aspect normal.

Le premier jour, il est entré dans la cellule assez de nitrate pour que le liquide protoplasmique puisse faire équilibre à la solution extérieure; mais le protoplasma refuse de se laisser encore traverser par le nitrate. Il est néanmoins resté perméable pour la saccharose; en effet, il entre dans la cellule assez de sucre pour faire équilibre, non seulement au sucre ajouté la veille, mais encore au nitrate de potassium ajouté l'avant-veille.

Après l'absorption de sucre, les *Polytoma* sont bourrés de grains d'amidon. Ceux-ci proviennent évidemment de la transformation du sucre.

Par un procédé identique, on démontre la perméabilité du protoplasma de ce Flagellate pour les corps suivants :

Acétate de potassium,
Butyrate de calcium,
Phospholactate de calcium,
Glycérine,
Tartrate d'ammonium,
Asparagine,
Glycose,
Benzoate de sodium,
Salicine et
Phloridzine.

Toutes ces substances peuvent servir à la nutrition hydrocarbonée du *Polytoma Uvella*.

C. — *Infusoires Ciliés.*

De tous les organismes que j'ai eu l'occasion d'étudier, ce sont les Infusoires Ciliés qui se prêtent le mieux aux recherches sur l'accoutumance aux solutions concentrées. A cause de la facilité avec laquelle on les observe, j'ai employé surtout les kystes de ces animaux.

Lorsque des kystes anciens d'Infusoires sont déposés dans une solution saline, on observe suivant la concentration du liquide, des phénomènes différents et que j'indiquerai par des signes spéciaux :

La solution est très faible : rien ne se produit (o).

La solution est faible : il s'est formé dans le kyste une vacuole animée de pulsations rythmées mais très espacées (v.).

La solution est un peu plus forte : l'individu est plasmolysé, mais la vacuole a conservé sa forme sphérique (v. p.).

La solution est plus forte encore : la vacuole est réduite à une mince fissure; la plasmolyse du corps est plus manifeste (p.).

La solution est très forte. La plasmolyse est assez marquée pour que l'Infusoire ait entièrement perdu sa forme, il n'y a plus de trace de vacuole (P.).

Tableau XI.

Observations faites immédiatement après l'immersion des kystes dans les solutions de nitrate :

<table>
<tr><th></th><th>2</th><th>5</th><th>8</th><th>10</th><th>12</th><th>14</th><th>16</th><th>18</th><th>20</th><th>25</th><th>30</th><th>40</th></tr>
<tr><td>Vorticelles . .</td><td>o</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v. p.</td><td>v. p.</td><td>v. p.</td><td>v. p.</td><td>v. p.</td><td>p.</td><td>P.</td><td>P.</td></tr>
<tr><td>Colpodes . . .</td><td>o</td><td>o</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td></tr>
<tr><td colspan="13"><i>Observations faites après que les kystes eurent séjourné 19 heures dans les solutions :</i></td></tr>
<tr><td>Vorticelles . .</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v. p.</td><td>v. p.</td></tr>
<tr><td>Colpodes . . .</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>o</td><td>v.</td><td>v.</td><td>v.</td></tr>
</table>

Dans le tableau XI, j'ai résumé les observations faites sur des kystes de *Colpoda cucullus* et sur des kystes de *Vorticella nebuli-*

fera. Les premières constatations furent faites immédiatement après l'immersion des kystes dans les solutions, et les secondes, après qu'ils y eurent séjourné pendant dix-neuf heures. Le sel employé était le nitrate de potassium. Les chiffres indiquent la teneur en millièmes du poids moléculaire exprimée en grammes.

En comparant les deux séries d'observations, on remarque de suite que les Infusoires s'adaptent très facilement aux solutions concentrées. Les Colpodes ne présentent plus aucun symptôme lorsqu'ils ont séjourné dix-neuf heures dans une solution à $^{20}/_{1000}$ Pm °/o. Les Vorticelles qui étaient plasmolysées au plus haut point par une solution à $^{40}/_{1000}$ Pm °/o, ne présentent plus, au bout de dix-neuf heures. que la petite vacuole, signe précurseur de l'altération protoplasmique.

Trois heures après que les dernières observations eurent été faites sur ces kystes, ceux qui avaient passé vingt-deux heures dans la solution à $^{18}/_{1000}$ Pm °/o et qui ne présentaient plus aucun signe de malaise, furent transportés dans des solutions plus concentrées d'azotate. Le tableau XII résume les observations recueillies immédiatement après l'introduction dans ces nouveaux liquides, et celles qui furent faites quarante heures plus tard. Les signes ont la même valeur que dans le tableau précédent.

Les kystes qui étaient restés pendant vingt-deux heures dans la solution à $^{30}/_{1000}$ Pm °/o et qui avaient une petite vacuole (voir tableau XI) furent également transportés dans des liquides concentrés. Les observations faites sur ces kystes sont consignées au tableau XIII. De même que dans les tableaux précédents, les chiffres qui se trouvent au-dessus des colonnes verticales indiquent la dose de nitrate de potassium en millièmes du poids moléculaire exprimé en grammes.

Les tableaux montrent que les kystes de Vorticelle et de Colpode peuvent s'adapter à tel point à des solutions à $^{30}/_{1000}$ Pm °/o de NO^3K, qu'ils ne présentent même plus la petite vacuole, signe précurseur de la plasmolyse, alors que les kystes primitifs de Vorticelle étaient déjà influencés par une solution à $^{3}/_{1000}$ Pm °/o de NO^3K (tableau XI).

Les kystes de Colpode placés pendant vingt-deux heures dans une

Tableau XII.

Observations faites immédiatement après l'immersion des kystes dans les solutions concentrées d'azotate :

	20	25	30	35	40	50
Vorticelles	v.	v. p.	v. p.	p.	P.	P.
Colpodes	o	v.	v.	v. p.	p.	P.
Observations faites après que les kystes y eurent séjourné 40 heures.						
Vorticelles	o	v.	v.	v. p.	P.	P.
Colpodes	o	v.	v.	v.	v.	v.

Tableau XIII.

Observations faites immédiatement après l'immersion des kystes dans les solutions concentrées de nitrate :

	30	35	40	50
Vorticelles	v. p.	p.	P.	P.
Colpodes	v.	v. p.	v. p.	v. p.
Observations faites après que les kystes y eurent séjourné 40 heures.				
Vorticelles	o	v. p.	p.	P.
Colpodes	o	v.	v.	v.

solution à $^{50}/_{1000}$ ne présentent aucun phénomène de plasmolyse. Les recherches de M. de Vries (¹) ont fait voir que des cellules qui ne sont pas plasmolysées par une telle solution, exercent sur leur membrane une pression d'au moins 15 atmosphères, lorsqu'on les place dans l'eau. Je décrirai plus loin les phénomènes qui ont lieu lorsque ces kystes sont plongés dans l'eau pure.

Il est intéressant de remarquer que l'introduction d'un kyste d'Infusoire Cilié dans une solution saline faible, détermine la formation d'une vacuole pulsatile. Ce fait ne s'explique qu'en admettant que la vacuole est chargée d'éliminer au fur et à mesure le sel qui pénètre dans le protoplasma. La vacuole pulsatile des Infusoires serait donc un organe d'excrétion. M. Klebs (²) a constaté que lorsque les Euglènes sont placées dans une solution saline faible, leur vacuole pulsatile devient beaucoup plus apparente. J'ai observé que cette dilatation de la vacuole s'obtient particulièrement bien avec une solution de chlorure ferrique à 1 °/₀₀. Le même observateur (³) a montré que la vacuole des Flagellates est l'*ultimum moriens*. Ce fait se retrouve, d'après M. de Vries (⁴), dans la vacuole remplie de suc cellulaire des végétaux. Le tonoplaste résiste à la mort lorsque tout le reste de la cellule est déjà détruit.

J'ai également fait quelques recherches sur l'accoutumance chez les Infusoires mobiles, notamment chez *Glaucoma scintillans*, *Vorticella nebulifera* et *Chilodon cucullulus*. J'ai pu les habituer à une solution de chlorure de sodium à $^{25}/_{1000}$ Pm °/₀. J'ajoutais cette substance par petites quantités à la fois. A chaque addition de sel, les Infusoires étaient déformés, leur volume diminuait par suite de la soustraction d'eau et ils présentaient des sillons irrégulière-

---

(¹) Hugo de Vries, *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft*. (Loc. cit.)

(²) G. Klebs, *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen*. (Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, Bd I, 1883.)

(³) Idem, *Ibid.*

(⁴) Hugo de Vries, *Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen*. (Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd XVI, 1885.)

ment dirigés d'avant en arrière. Le lendemain, ils étaient revenus à leur forme ordinaire; j'ajoutais alors une nouvelle dose de sel. De cette façon j'obtins en cinq jours une solution à $^{25}/_{1000}$ Pm $^{0}/_{0}$. Ce liquide ne contenait plus qu'un nombre restreint d'individus; il m'est impossible d'assurer que les Infusoires se soient reproduits et que l'adaptation ait eu lieu pour les descendants, comme chez les Daphnies étudiées par Paul Bert (1), et chez les Aselles étudiés par M. Plateau (2). Toujours est-il que les individus accoutumés à des solutions de plus en plus concentrées y vivent parfaitement et ne paraissent aucunement incommodés.

Lorsqu'on ajoute progressivement de petites quantités d'eau à la solution saline qui contient ces Infusoires, on peut les habituer de nouveau à vivre dans l'eau. Mais lorsqu'ils sont immergés brusquement dans l'eau, ils présentent des altérations qui aboutissent ordinairement à leur destruction. Voici en quoi consistent ces modifications :

Glaucoma scintillans. Au lieu de continuer à franchir d'un bond un espace considérable, l'individu remis dans l'eau ne présente plus qu'un léger tremblement et se déplace à peine. Il gonfle fortement sa vacuole ; celle-ci présente des diastoles très étendues pendant lesquelles elle acquiert un volume considérable (trois ou quatre fois son diamètre normal). Puis l'individu reste immobile, la vacuole s'arrête en diastole et le protoplasma tout entier se creuse en quelques instants d'un grand nombre de petites vacuoles claires. Brusquement celles-ci se rompent et le protoplasma devient hyalin avec quelques granulations. On voit en ce moment l'Infusoire entouré d'une quantité de Bactéries et de Flagellates, ce qui indique que déjà des substances solubles diffusent hors de l'individu malade; en effet, M. Pfeffer (¹) a montré que ces êtres sont attirés par beaucoup de substances solubles et il emploie la méthode des Bactéries pour démontrer que les cellules végétales vivantes ne laissent passer vers l'extérieur aucun corps qui attire les Bactéries en présence. Peu d'instants après la rupture des petites vacuoles, les cils disparaissent et il se produit dans la cuticule une déchirure par laquelle le protoplasma vient s'écouler.

---

(1) PAUL BERT, *Sur les phénomènes et les causes de la mort des animaux d'eau douce qu'on plonge dans l'eau de mer.* (COMPTES RENDUS DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE PARIS, t. XCVII, 1883, p. 133.)

(2) FÉLIX PLATEAU, *Recherches physico-chimiques sur les Articulés aquatiques*, première partie. (MÉMOIRES COURONNÉS ET MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS, publiés par l'Académie de Belgique, t. XXXVI, 1870.) (Les conclusions de ce mémoire ont été reproduites sous le titre : *Influence de l'eau de mer sur les animaux d'eau douce et de l'eau douce sur les animaux marins,* dans les COMPTES RENDUS DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE PARIS, t. XCVII, 1883, p. 467.)

Vorticella nebulifera. La suite des modifications est exactement la même que dans l'espèce précédente.

Par ces deux exemples, on voit que chez les Infusoires cultivés dans une solution saline concentrée, puis replacés dans l'eau pure, il y a gonflement du corps et rupture de la cuticule. Je montrerai plus loin que l'accoutumance aux solutions concentrées s'établit par l'absorption de la solution saline extérieure, de telle sorte que la concentration intérieure devienne à peu près égale à la concentration extérieure. Lorsque l'individu est immergé dans l'eau, les sels qu'il contient attirent l'eau et il doit naturellement acquérir un volume plus considérable qu'auparavant; à mesure que le volume du protoplasma et de la vacuole pulsatile augmente, la cuticule se distend et il arrive un moment où, sa limite d'élasticité étant dépassée, elle se rompt et livre passage à son contenu. D'après M. Pfeffer (²), les grains de pollen déposés dans l'eau pure présentent la même succession de phénomènes.

Chilodon cucullulus. L'individu placé dans l'eau, s'arrête brusquement, puis gonfle. La vacuole se dilate, mais jamais le protoplasma ne devient vacuoleux comme chez le Colpode et la Vorticelle. Au bout de peu d'heures, l'individu a repris ses mouvements et son aspect normal. M. Saville Kent (³) dit d'ailleurs que

---

(¹) W. Pfeffer, *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize*. Loc. cit. — Idem, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien*, etc. (Loc. cit.)

(²) W. Pfeffer, *Pflanzenphysiologie*, Bd I, *Stoffwechsel*. Leipzig, 1881.

(³) Saville Kent, *A Manual of Infusoria*. London, 1880.

cette espèce se rencontre aussi bien dans la mer que dans l'eau douce.

Chez les kystes de Colpodes sortant de $^{50}/_{1000}$ Pm °/₀ de chlorure de sodium (voir tableau XIII), la suite des phénomènes après immersion dans l'eau, est la même que chez les Vorticelles et les *Glaucoma* mobiles. Mais le processus ne va jamais jusqu'à faire éclater la paroi du kyste, qui est d'ailleurs bien plus résistante que la cuticule. On observe la vacuolisation du protoplasma et la destruction des vacuoles : à cette phase, on constate que les Bactéries nageant dans le liquide s'accumulent autour du kyste.

Tous ces phénomènes qui se produisent chez les Infusoires replacés dans l'eau, tendent à faire admettre que le sel pénètre dans leur protoplasme; il était néanmoins désirable de le prouver directement : il suffit de rincer soigneusement à l'eau les kystes de Vorticelles sortant de la solution à $^{30}/_{1000}$ Pm °/₀ de nitrate de potassium, puis de les traiter par le réactif de Molisch (acide sulfurique, 50; diphénylamine, 0.25). Le protoplasma prend une teinte bleue très prononcée, ce qui est une preuve incontestable de la présence de nitrate. On s'assure aisément que ce sel n'existe pas dans les kystes normaux.

D. — *Hydre verte.*

Lorsqu'une Hydre est déposée dans une solution saline, elle ne tarde pas à se contracter fortement et à mourir; dès le lendemain, elle est complètement désagrégée. Des solutions contenant $^{2}/_{1000}$ Pm °/₀ de chlorure de sodium suffisent pour produire ce résultat. Mais il est facile d'accoutumer les Hydres à des liquides bien plus concentrés. Il faut simplement les placer dans une solution à $^{1}/_{1000}$ Pm et ajouter chaque jour du sel de façon à augmenter la concentration d'un millième à chaque addition. Je suis arrivé ainsi à des solutions à $^{6}/_{1000}$ Pm °/₀ de ClNa, dans lesquelles les individus d'Hydre verte se portaient à merveille.

Transportés directement dans l'eau pure, ces sujets meurent bientôt; mais pour les accoutumer de nouveau à l'eau pure, il suffit de les placer pendant un jour dans une solution à $^{3}/_{1000}$.

Maintenant que nous sommes parvenus au terme de notre étude, jetons un coup d'œil en arrière et voyons quelles conclusions nous pourrons tirer de ces recherches.

1. Un grand nombre de facteurs extérieurs agissent comme excitants sur l'organisme vivant. La lumière, la chaleur, la pesanteur, le courant électrique, la vapeur d'eau, le contact, les propriétés chimiques des corps, sont autant d'excitants qui mettent en jeu l'irritabilité des cellules. Les expériences relatées dans cette notice démontrent qu'à côté de ces excitants généralement reconnus, il faut admettre aussi la concentration des liquides avec lesquels l'organisme est mis en rapport.

2. L'excitation produite par les solutions salines et autres, est variable suivant le poids moléculaire et suivant la structure moléculaire de la substance considérée; la répulsion exercée est inversement proportionnelle au poids moléculaire et proportionnelle au coefficient isotonique. C'est chez les Bactéries que cette loi se vérifie avec le plus de précision.
Cette méthode permettrait de contrôler et de vérifier le poids moléculaire d'un grand nombre de corps solubles, comme l'a déjà indiqué M. de Vries.

3. Certaines substances paraissent faire exception aux lois énoncées plus haut : ce sont celles qui peuvent aisément pénétrer dans la cellule.

4. La conjonctive est sensible, non seulement aux solutions plus concentrées que les larmes, mais encore aux solutions plus faibles; elle peut être anesthésiée pour la douleur et le contact, tout en restant parfaitement sensible à la concentration.

5. Le degré de concentration nécessaire pour mettre en fuite les Bactéries, varie suivant le mode de culture; on peut les rendre insensibles à des solutions dont la concentration dépasse de beaucoup celles qui repoussent les Bactéries sortant du liquide de culture ordinaire.

6. Tous les êtres sur lesquels les expériences ont été instituées dans ce but, ont montré de l'accoutumance aux solutions concentrées. Cette adaptation est due à la perméabilité du protoplasma pour les substances dissoutes.

En terminant ce travail, qu'il me soit permis d'adresser mes plus vifs remerciements à MM. les professeurs L. Errera, P. Heger et F. Plateau, qui ont bien voulu me guider de leurs conseils.

APPENDICE.

J'ai eu l'occasion d'étudier la sensibilité à la concentration chez un grand nombre d'Infusoires, lorsque le présent travail était déjà livré à l'impression.

La méthode des tubes capillaires, à l'aide de laquelle j'ai obtenu les résultats que j'ai consignés dans le cours de cette notice, n'est évidemment applicable que pour les organismes qui possèdent, à un degré suffisant, la sensibilité chimique. Or, d'après les recherches de M. Pfeffer (¹), recherches que j'ai pu vérifier, les Flagellates colorés sont peu impressionnables par les substances chimiques, et les Infusoires Ciliés y sont absolument insensibles. Pour déceler les phénomènes de tonotactisme chez ces animaux, j'ai donc dû opérer d'une autre façon.

Une goutte allongée, mais peu épaisse, du liquide qui contient les êtres à étudier, est suspendue à la face inférieure d'une grande lamelle de verre; celle-ci est posée sur un cadre de carton, imbibé d'eau : la goutte est ainsi soustraite à l'évaporation. A l'une des extrémités de cette goutte on dépose quelques petits morceaux d'un corps neutre soluble. Ces parcelles se dissolvent lentement et leur solution aqueuse diffuse peu à peu vers l'autre extrémité. Il faut une certaine habitude pour bien réussir ces expériences. La grosseur des fragments de sel doit être en rapport avec l'épaisseur de la goutte. Lorsqu'ils sont trop volumineux, tout le liquide s'accumule autour d'eux et la majorité des Infusoires sont entraînés par le moindre mouvement qu'on imprime à l'appareil et ils se répandent partout. Les dimensions des morceaux de sel doivent être à peu près égales à l'épaisseur de la goutte.

J'ai essayé une dizaine de corps : chlorure de potassium, sulfate de potassium, azotate de potassium, chlorure de sodium, phosphate de sodium, azotate d'ammonium, chlorure de calcium,

---

(¹) W. PFEFFER, *Ueber chemotactische Bewegungen von Bacterien*, etc. (LOC. CIT.)

saccharose, glycose et urée. Toutes ces substances donnent des résultats identiques, ce qui prouve bien que les phénomènes observés ne sont pas dus aux propriétés chimiques des solutions en présence. J'ai aussi fait quelques recherches avec la glycérine; une gouttelette en était déposée sur le bord du liquide où nageaient les Infusoires. Ce corps ne donne pas des résultats aussi nets que les matières que l'on peut réduire en petits fragments.

Aussitôt après leur introduction dans la goutte, les particules de sel commencent à se dissoudre et elles s'entourent ainsi d'une zone dont la concentration est élevée. La solution saline ainsi constituée diffuse lentement à mesure que le fragment se liquéfie. Si les organismes qui nagent dans la goutte sont sensibles à la concentration, ils fuient le liquide qui diffuse et se rassemblent dans la portion où la concentration est restée normale. Les individus insensibles à la concentration n'évitent pas la zone dangereuse : ils pénètrent dans la solution saline et y trouvent la mort.

L'examen de la limite entre le liquide de culture et la solution qui diffuse est très intéressant. On voit d'un côté les Infusoires non sensibles à la concentration : ils s'avancent dans le liquide salin jusqu'au moment où la soustraction d'eau qu'ils éprouvent les amène au repos; de l'autre côté, les espèces qui fuient la concentration: celles-ci ne s'aventurent jamais au delà de la limite extrême des cercles de diffusion; lorsque dans leurs évolutions elles arrivent au contact de la solution saline, elles se rejettent tout à coup en arrière. Ce recul a été décrit par M. Pfeffer (¹) pour le *Chlamydomonas Pulvisculus*. Il est analogue au « mouvement de frayeur » observé par M. Engelmann. D'après ce physiologiste, lorsque le *Bacterium photometricum* (²) ou les Bactéries pourprées (³)

(¹) W. PFEFFER, *Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize.* (LOC. CIT.)

(²) TH.-W. ENGELMANN, *Bacterium Photometricum. Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes.* (PFLÜGER'S ARCHIV, Bd XXX, 1883, p. 95.)

(³) IDEM, *Les Bactéries pourprées et leurs rapports avec la lumière.* (ARCHIVES NÉERLANDAISES, t. XXIII, 1889, p. 151.)

passent d'une zone éclairée à une zone obscure, elles effectuent un mouvement de recul qui les rejette en pleine lumière.

J'ai étudié un très grand nombre d'Infusoires Ciliés et d'Infusoires Flagellés (y compris les Volvocinées). Je consigne dans le tableau XIV les résultats que j'ai obtenus avec les espèces que je pouvais me procurer en quantité suffisante pour répéter plusieurs fois les expériences. Les déterminations sont faites d'après M. Saville Kent [1].

Tableau XIV.

		Sensibles à la concentration.	Insensibles à la concentration.
		—	—
Infusoires Ciliés.	Holotriches.	*Trachelophyllum apiculatum.*	† *Colpoda cucullus*
		† *Paramaecium Aurelia.*	*Coleps hirtus*
		— *Bursaria.*	
		Colpidium cucullus.	
	Péritriches.	*Vorticella sphærica.*	† *Vorticella nebulifera.*
		* — *putrinum.*	— *fasciculata.*
	Hypotriches.	* † *Chilodon cucullulus.*	
		Uroleptus piscis.	
		Oxytricha æruginosa.	
		* *Euplotes Charon.*	
Infusoires Flagellés.	Incolores.	*Cephalothamnium cuneatum.*	* *Polytoma Uvella.*
		† *Tetramitus rostratus.*	
		Chilomonas Paramæcium.	
	Verts (*incl.* Volvocinées).	† *Euglena gracilis.*	* *Euglena viridis.*
		Phacus Pleuronectes.	
		Trachelomonas hispida.	
		— *volvocina.*	
		Chlamydomonas Pulvisculus	*Chlamydococcus pluvialis.*
		Volvox sp.	
	Jaune.		*Cryptomonas ovata.*
	Dinoflagellate.		*Glenodinium Pulvisculus.*

---

[1] Saville Kent, *loc. cit.*

Parmi les espèces que j'ai étudiées, un certain nombre habitent aussi bien les eaux marines que les eaux douces; ces espèces sont marquées d'un astérisque. D'autres s'adaptent facilement à des solutions salines bien plus concentrées que leur milieu habituel; elles sont marquées d'une croix. Ce sont: un *Euplotes*, d'après M. Cohn (¹); un *Paramaecium*, d'après M. Fabre-Domergue (²); les *Euglènes*, d'après M. Klebs (³); enfin *Colpoda cucullus*, *Chilodon cucullulus et Vorticella nebulifera*, d'après les expériences citées plus haut (voir pp. 585-586). Parmi ces espèces, les unes prirent la solution concentrée, les autres n'y paraissent pas sensibles.

Un autre fait curieux qui se dégage du tableau XIV, c'est que certains groupes et même certains genres (*Vorticella* et *Euglena*) renferment à la fois des espèces sensibles et d'autres espèces insensibles à la concentration. Les *Vorticella sphœrica* et *V. putrinum*, qui toutes deux fuient la concentration, étaient des individus libres, pourvus de deux couronnes de cils. Les Vorticelles non excitables étaient, au contraire, attachées à leur pédicelle. On pourrait supposer à première vue que ces dernières paraissaient insensibles uniquement parce qu'elles ne pouvaient pas se détacher à volonté et qu'elles devaient nécessairement se laisser surprendre par la solution saline. Mais il est facile de les libérer en les secouant énergiquement. Elles nagent alors en tous sens, mais elles n'en sont pas moins incapables d'éviter la solution dangereuse. Tous les Hypotriches que j'ai examinés se sont montrés très sensibles à la concentration: ils restent à une plus grande distance des fragments salins que des Infusoires sensibles appartenant à d'autres ordres. Le *Paramœcium aurelia* notamment se permet assez souvent une petite incursion dans les zones extrêmes de la solution saline, dans

---

(¹) F. COHN, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskopische Algen und Pilze.* (NOV. ACT. ACAD. CÆS. LEOP. CAROL., Bd XXIV, 1854.)

(²) FABRE-DOMERGUE, *Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires Ciliés.* (ANNALES DES SCIENCES NATURELLES, Zoologie. Première série, t. V, 1888.)

(³) G. KLEBS, *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen.* (LOC. CIT.)

lesquelles, par suite de la diffusion, la concentration est moindre. Les Hypotriches évitent même ces liquides dilués.

Les Infusoires Ciliés qui pénètrent dans la solution concentrée ne tardent pas à présenter des modifications caractéristiques. Leurs allures deviennent anormales. Les *Vorticella nebulifera* et *V. sphærica* nagent encore un certain temps en tous sens, mais leurs mouvements sont saccadés et incertains. Le *Colpoda cucullus* tourne sur place autour de son axe longitudinal. Le *Coleps hirtus* tombe immédiatement dans la portion déclive de la goutte; ses battements ciliaires persistent, mais lents, irréguliers, et incapables de produire aucune translation de l'animal. Pendant ce stade, les Vorticelles et les Colpodes présentent déjà le ratatinement dû à la soustraction d'eau. Le plissement est irrégulier chez les premiers; il est antéro-postérieur chez les derniers. Quant aux *Coleps*, ils ne montrent jamais cette contraction plasmolytique.

Après être restés sous cette forme pendant quelques minutes, les Vorticelles et les Colpodes reprennent lentement leurs dimensions premières. Dès le début de l'augmentation de volume, le noyau est bien net, ce qui indique la mort de la cellule. La pénétration de l'eau continuant, le volume normal est bientôt dépassé, et l'on voit apparaître sur la cuticule une ou plusieurs petites hernies hyalines, affectant la forme sphérique. Ces sphères claires ont été observées par tous les auteurs qui se sont occupés des Infusoires Ciliés. M. Bütschli (¹) les décrit longuement; je crois donc inutile d'y insister.

Le *Coleps hirtus* présente également ces sphères hyalines; mais, comme je l'ai dit plus haut, il ne subit pas le ratatinement.

Dans le tableau XIV, j'ai divisé les Infusoires Flagellés (*exclus.* Dinoflagellates) en incolores, verts et jaunes. Ce groupement a uniquement pour objet de mettre ensemble les espèces qui sont sensibles à la lumière (Flagellates verts et jaunes).

(¹) O. Bütschli, *Protozoa in* Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, 2te Auflage.

Parmi les espèces dépourvues d'une chromophylle quelconque, il n'en est qu'une que je n'aie pas encore étudiée : c'est le *Cephalothamnium cuneatum*. Il forme des colonies globuleuses sur les *Cyclops*. En secouant fortement ces derniers, les Flagellates se détachent, et les colonies se mettent à nager en tournoyant. Elles sont très sensibles à la concentration.

Des trois autres espèces, une seule présente de l'intérêt : lorsque le *Tetramitus rostratus* vient au contact de la solution saline, il exécute un mouvement de frayeur aussi marqué que celui des Infusoires les plus sensibles. Nous avons vu précédemment que cette espèce entre et vit parfaitement dans des solutions concentrées, lorsque le tube capillaire contient, outre le sel, un corps qui exerce une attraction chimique. Ces expériences contradictoires s'expliquent si l'on admet que tout en pouvant vivre dans des solutions concentrées, le *Tetramitus* préfère, *cæteris paribus*, les solutions faibles. Mais quand le premier de ces liquides renferme un corps qui l'attire fortement, le Flagellate surmonte sa répugnance pour la concentration, et pénètre dans cette solution qui, du reste, ne lui est pas mortelle. Dans les expériences faites avec un fragment de sel, le *Tetramitus* évite la solution saline où rien ne l'attire; lorsqu'on y ajoute une très petite quantité de carbonate de potassium ou de carbonate d'ammonium, il ne s'écarte plus.

Les Flagellates colorés sont les uns sensibles, les autres insensibles à l'excitant que nous étudions. Les recherches sur ces organismes doivent se faire à l'obscurité. Nous savons, en effet, par les travaux des botanistes et particulièrement de M. Strasburger (¹) et de M. Engelmann (²), que ces organismes se dirigent vers le point le plus éclairé. Deux d'entre eux présentent un intérêt particulier à cause de leur affinité probable avec des Flagellates incolores : ce sont le *Chlamydomonas Pulvisculus* et le *Cryptomonas*

(¹) ED. STRASBURGER, *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwarmsporen*. Iena, 1878.

(²) TH.-W. ENGELMANN, *Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen*. (PFLÜGER'S ARCHIV, Bd XXIX, 1882.)

ovata. D'après M. Cohn (1) et M. Schneider (2), le *Polytoma Uvella* ne serait qu'une espèce hyaline de *Chlamydomonas* (*Chl. hyalina* Cohn). M. Stein (3) suppose que le *Chilomonas Paramœcium* et le genre *Cryptomonas* auraient entre eux un rapport analogue. L'expérience montre que le *Chlamydomonas* coloré est sensible à la concentration et que son congénère hyalin ne l'est pas, tandis que chez les *Cryptomonas*, c'est l'hyalin qui est sensible et le coloré qui ne l'est pas. Ces résultats ne prouvent ni en faveur ni en défaveur de l'affinité des espèces à chromatophores et des espèces incolores, puisqu'un genre voisin, *Euglena*, présente une espèce sensible et une autre insensible à la concentration.

L'*Euglena gracilis*, le *Chlamydomonas* et les *Trachelomonas*, qui sont doués à la fois de phototactisme et de tonotactisme, m'ont permis de faire une expérience curieuse sur l'action combinée des deux excitants. Je dispose la goutte de telle façon que la lumière y arrive par l'extrémité où se trouvent les fragments de sel soluble ; il suffit pour cela d'orienter le grand axe de la goutte parallèlement aux rayons incidents et de déposer les parcelles solubles à l'extrémité qui est tournée vers la lumière. Dans ces conditions, les Flagellates sont attirés par la lumière du côté de la solution concentrée. Au moment où ils touchent celle-ci, les *Chlamydomonas* se rejettent brusquement en arrière. Chez les *Euglena* et les *Trachelomonas*, la réaction est moins vive : ils côtoient un instant le liquide salin, puis s'en éloignent. Le résultat est le même dans les deux cas : les individus excités sont ramenés dans le liquide normal. Ils retombent alors sous l'influence exclusive de la lumière ; ils se rapprochent de nouveau de la solution concentrée, la touchent et s'en éloignent pour la seconde fois. Après quelques va-et-vient, ils finissent toujours par se laisser surprendre : attirés par la lumière, ils s'aventurent dans la zone dangereuse et ne parviennent plus à en sortir.

---

(1) F. Cohn, *Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskopische Algen und Pilze.* (Loc. cit.)

(2) Schneider, *Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien.* (Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie, 1854.)

(3) Stein, *Der Organismus der Infusionsthiere.* 3^{te} Abtheilung.

La succession de phénomènes que je viens de décrire est celle qui s'observe lorsque la lumière a une intensité moyenne, telle que celle d'une lampe à pétrole à double courant d'air (lampe Sépulchre) éloignée de 40 à 50 centimètres. Pour une lumière plus forte, les mouvements de fuite sont moins marqués : l'attraction phototactique est alors de beaucoup supérieure à la répulsion tonotactique, et suffit pour vaincre presque instantanément cette dernière. Comme on peut faire varier à volonté la valeur de l'influence lumineuse tout en laissant à la répulsion tonotactique une valeur constante, on arrive facilement, en déplaçant la lampe, à rendre l'attraction inférieure à la répulsion : dès lors, les Flagellates ne vont plus se faire tuer par la solution saline. Ce résultat s'obtient en éloignant la source lumineuse de 2 mètres à $2^{m}50$. Mais cette lumière suffit encore à les attirer; de sorte que les Flagellates s'accumulent tout autour de la solution. Examinée à l'œil nu, celle-ci montre un liseré vert. A mesure que la solution diffuse, ce liseré se déplace et il arrive un moment où, la solution saline atteignant presque l'autre extrémité de la goutte, tous les individus se trouvent accumulés sur un très petit espace. Ainsi acculés, ils ne peuvent plus se soustraire par la fuite à la solution qui avance toujours, et ils meurent plasmolysés.

Si, au lieu de déposer le fragment sain à l'une des extrémités de la goutte, on le place au milieu, on constate encore que les Flagellates viennent butter contre la solution et qu'ils se retirent immédiatement; seulement, la plupart parviennent à contourner l'obstacle et il se produit une accumulation notable à l'extrémité tournée vers la lumière.

En présence d'une lumière d'une intensité donnée, les quatre espèces de Flagellates verts que j'étudie en ce moment ne montrent pas nécessairement les mêmes phénomènes tonotactiques. Lorsqu'on fait un grand nombre d'expériences successives avec des lumières d'intensité graduellement décroissante, on observe que c'est en premier lieu le *Chlamydomonas Pulvisculus* qui parvient à se soustraire à la mort par plasmolyse : il évite déjà définitivement la solution concentrée quand les trois autres espèces s'y laissent encore prendre. Ce fait est dû ou bien à ce que la sensibilité lumineuse du *Chlamydomonas* est plus faible, ou bien à ce que sa sensibilité à la concentration est plus forte. La première hypothèse paraît bien improbable lorsqu'on tient compte de la vivacité avec laquelle il recherche le point le plus éclairé d'une préparation. La facilité relative avec laquelle il évite la concentration serait donc un effet de sa grande sensibilité à cet excitant.

J'ai eu l'occasion de faire quelques expériences du même genre avec une espèce de *Chlamydomonas* que je n'ai pas déterminée. Au lieu de se diriger vers la lumière, ce Flagellate la fuit, son phototactisme est négatif. Il faut pour celui-ci retourner le dispositif que j'ai décrit plus haut, de telle sorte que la solution concentrée soit vers l'extrémité la plus éloignée de la lumière. Suivant l'intensité plus ou moins forte de celle-ci, le *Chlamydomonas* pénètre dans la solution ou l'évite absolument comme les espèces précédentes.

J'ai pu également faire quelques recherches sur l'influence simultanée de la sensibilité à la pesanteur et de la sensibilité à la concentration chez *l'Euglena gracilis* [pour la description de cette espèce, voir Klebs (1)]. On sait, depuis la publication du travail de M. Schwarz (2), que les Euglènes sont excitables par la pesanteur; elles sont négativement géotactiques et s'éloignent du centre de la terre. J'ai employé la même méthode que cet auteur. Le liquide à Euglènes est mélangé à du sable et celui-ci est versé dans une éprouvette. Quand on laisse l'appareil dans une position verticale pendant vingt-quatre heures, on constate que les Euglènes qui étaient primitivement réparties dans toute la masse sont maintenant rassemblées à la partie supérieure de la colonne de sable. Si on place le tout à la lumière, les Flagellates se rapprochent de la face éclairée tout en se maintenant dans les portions les plus élevées. Les choses se passent autrement lorsque, au début de l'expérience, on a déposé à la surface libre du sable quelques fragments d'un sel soluble : alors les Euglènes ne s'élèvent pas aussi haut : elles s'arrêtent au niveau où elles arrivent au contact de la solution saline, et elles n'y pénètrent pas. Elles forment une couche sensiblement horizontale, qui extérieurement apparaît comme un anneau vert. Si l'on poursuit l'expérience pendant plusieurs jours, et qu'on a soin de remplacer au fur et à mesure le sel dissous, on observe que l'anneau vert descend de plus en plus jusqu'à ce qu'il atteigne enfin le fond du vase. Les Flagellates se retirent devant la solution qui gagne en diffusant des couches de plus en plus profondes. Ce mouvement de translation qu'effectuent les organismes montre qu'ils ne sont pas morts et partant qu'ils n'ont pas pénétré dans la solution concentrée. Une autre preuve de leur vitalité, c'est qu'ils sont restés sensibles à la lumière : lorsque des rayons lumineux unilatéraux frappent l'éprouvette, on voit l'anneau vert se rompre et tous les individus se porter vers le côté le plus éclairé.

---

(1) G. Klebs. *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen.* (Loc. cit.)

(2) Fr. Schwarz, *Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungserscheinungen von Chlamydomonas und Euglena.* (Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft, Bd II, 1884, p. 51.)

Cette expérience montre que le géotactisme de l'*Euglena gracilis* n'atteint pas une valeur suffisante pour surmonter son tonotactisme. Il serait intéressant de répéter à ce point de vue les expériences que M. Schwarz a faites avec la force centrifuge.

Les Infusoires Flagellés qui entrent dans une solution concentrée subissent bientôt le ratatinement plasmolytique. Mais la mort de l'animal et la pénétration d'eau qui lui succède tendent ordinairement à se produire. Le *Polytoma*, les *Euglena*, le *Chlamydococcus* et le *Glenodinium* peuvent garder pendant des heures leur aspect contracté. Seul le *Cryptomonas* présente une mort assez rapide. Peu de temps après la plasmolyse, on voit le corps augmenter de volume. Les deux chromatophores apparaissent avec une netteté bien plus grande que pendant la vie et on perçoit clairement leur teinte jaune. Puis le corps difflue, et les chromatophores gonflent jusqu'à perdre entièrement leur forme.

L'irritabilité de certains Infusoires par la concentration permet de rassembler sur un très petit espace tous les individus sensibles qui se trouvent dans un liquide donné, ou bien de tuer tous ceux qui ne sont pas sensibles. En se basant sur l'inégale sensibilité de la concentration du *Chlamydomonas Pulvisculus* et de l'*Euglena gracilis*, on peut tuer tous les derniers et ne conserver vivants que les premiers. Lorsqu'un liquide renferme en petite quantité des Infusoires sensibles qu'on veut faire servir à d'autres études, il suffit de verser le liquide dans un vase allongé et peu profond, et de déposer à l'une des extrémités quelques cristaux d'un sel soluble. Tous les animaux se rassemblent à l'autre bout où il est facile de les pêcher avec une pipette. Veut-on se débarrasser des espèces non sensibles, on agit de même; elles se feront tuer par la concentration, tandis que les autres se rassemblent dans le liquide de culture resté normal.

Lorsque cette méthode est employée avec un peu d'habileté, elle fournit pour la récolte des Infusoires un moyen d'une application très aisée.

LA
SENSIBILITÉ A LA CONCENTRATION
CHEZ
LES ÊTRES UNICELLULAIRES MARINS

PAR

Jean MASSART (¹),
Docteur en sciences naturelles.

Dans un travail publié il y a deux ans (²), j'ai exposé les recherches que j'avais faites sur la sensibilité à la concentration des solutions salines. J'avais expérimenté sur des Bactéries, des Infusoires Flagellés, des Infusoires Ciliés, l'Hydre verte et la Grenouille. Tous ces organismes habitent l'eau douce; placés en présence de solutions concentrées, ils exécutent des mouvements qui les éloignent du liquide salin; il y a répulsion manifeste. J'avais également étudié l'irritabilité de la conjonctive humaine : elle est sensible aux solutions plus concentrées que les larmes et aux solutions moins concentrées.

Voici du reste quelques-unes des conclusions que je déduisais de mon travail :

Un grand nombre d'agents extérieurs jouent le rôle d'excitants sur l'organisme vivant. La lumière, la chaleur, la pesanteur, le

---

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3e série, t. XXII, nº 8, pp. 148-158, 1891.

(²) *Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines.* (ARCH. DE BIOLOGIE, t. IX, 1889. Voir ce travail plus haut, pp. 559-604.)

courant électrique, la vapeur d'eau, le contact, les propriétés chimiques des corps, les vibrations sonores, sont autant d'excitants qui mettent en jeu l'irritabilité des cellules. Les expériences que j'ai faites montrent qu'à côté d'eux il faut admettre aussi la concentration des solutions.

L'excitation produite par les solutions varie suivant le poids moléculaire et suivant la structure moléculaire de la substance dissoute; les répulsions exercées sur les organismes sont inversement proportionnelles aux poids moléculaires, et proportionnelles aux coefficients isotoniques qui ont été établis par M. de Vries ([1]). C'est chez les Bactéries que cette loi se vérifie avec le plus de précision.

Pendant un séjour que je fis à Middelkerke, en juin et juillet 1890, en qualité d'interne de l'Hôpital maritime, j'ai pu compléter mes recherches sur le tonotaxisme. J'ai fait ces expériences à l'hospice Roger de Grimberghe et je les ai continuées au laboratoire de physiologie de l'Université de Bruxelles.

On se procure en abondance les organismes nécessaires en faisant macérer dans l'eau de mer des varechs, des bryozoaires et d'autres débris animaux et végétaux que les vagues abandonnent sur la plage. Ces objets renfermés dans des flacons sont d'un transport très facile, et c'est ainsi qu'en rapportant des matériaux de la côte belge en mars 1891, j'ai pu répéter à Bruxelles les observations que j'avais faites à Middelkerke l'an dernier. Pour contrôler ces expériences, il n'est donc pas nécessaire de disposer d'un laboratoire maritime.

La méthode des tubes capillaires, à l'aide de laquelle j'avais fait la plupart des études antérieures sur ce sujet, n'est applicable que pour les organismes qui possèdent à un degré suffisant la sensibilité aux propriétés chimiques des corps. Or, tous les êtres marins que j'ai eus à ma disposition, même les Bactéries, sont dépourvus de toute irritabilité de cette nature. J'ai donc dû

([1]) H. de Vries, *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft.* (Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd 14, 1884.)

recourir au dispositif qui m'avait déjà servi pour les Infusoires : sur un large porte-objet, on place un cadre de carton bien plan et fortement mouillé. D'autre part, on dépose sur une grande lamelle une goutte peu épaisse contenant les organismes à étudier, puis on renverse cette lamelle sur le cadre de carton ; les êtres unicellulaires sont ainsi soustraits aux pressions mécaniques, l'oxygène a un libre accès vers eux, enfin le liquide ne se concentre pas par évaporation. On peut de cette manière les cultiver en goutte suspendue pendant un temps indéfini.

Pour essayer si les êtres en expérience sont sensibles à l'excès de concentration, il suffit, avant de retourner la lamelle, de déposer à l'une des extrémités de la goutte quelques parcelles de chlorure de sodium; ce corps se dissout lentement et les molécules salines diffusent peu à peu vers l'extrémité (voir fig. 1).

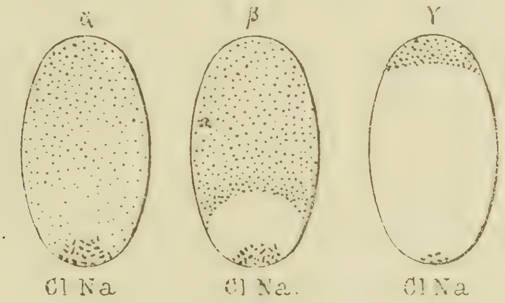


Fig. 1.

L'étude de la sensibilité au défaut de concentration est plus délicate. On dépose sur la lamelle la goutte d'eau de mer, puis, à côté d'elle, une goutte d'eau distillée que l'on réunit à la première par un petit canal (voir fig. 2). On renverse alors le tout sur le cadre de carton. Pour que l'expérience réussisse, il faut qu'il ne se produise aucun courant visible de l'une des gouttes vers l'autre; on y arrive en proportionnant convenablement leur grosseur. Dès le moment où la communication est établie entre elles, les sels de l'eau de mer commencent à diffuser vers l'eau distillée.

J'ai eu à ma disposition en grandes quantités trois Spirilles, un Flagellate et trois Infusoires Ciliés. J'ai négligé toutes les expériences que je ne pouvais faire que sur un petit nombre d'individus, parce que, dans ces conditions, les résultats n'ont pas toute la netteté désirable.

A plusieurs reprises, j'ai essayé d'isoler par des cultures sur plaques les Spirilles que j'ai rencontrés. Jamais je n'ai obtenu le moindre succès. A défaut de leurs caractères de développement, j'ai donc dû me contenter d'étudier leurs modes de coloration, leurs mouvements et leur forme. Je les désigne par les lettres A, B, C. Ils sont tous les trois avides de matières colorantes, mais on ne peut les teindre ni par la méthode de Gram, ni par les procédés qui ont été indiqués pour la détermination du bacille de la tuberculose. Leurs mouvements sont très vifs ; ils nagent en tournant autour de leur axe. Le Spirille B présente les mêmes réactions tactiles que celles que j'ai observées chez le *Spirillum undula*, dont il a la forme et les dimensions; il s'accole à la surface libre du liquide et aux corps solides en aplatissant longitudinalement ses tours de spire. Les Spirilles A et C sont insensibles au contact; ils rappellent, comme dimensions et comme forme, le *Vibrio serpens* de Cohn (1).

Lorsqu'on dépose près du bord de la goutte où nagent les Spirilles A et C quelques petits cristaux de chlorure de sodium (fig. 1), on constate que le sel se dissout peu à peu; à mesure que la solution saturée ainsi obtenue diffuse vers le milieu de la goutte, les Bactéries primitivement disséminées (α) se retirent devant les molécules salines (β); au bout d'une heure, les Spirilles sont tous rassemblés à l'extrémité opposée (γ), où ils finissent nécessairement par mourir.

Dans les expériences avec l'eau distillée (voir fig. 2), les Bactéries, d'abord réparties également dans toute la goutte (α), ne tardent pas à se retirer de plus en plus loin du canal de communication à mesure que l'eau de mer se dilue par suite de la diffusion du sel vers l'eau distillée (β). Finalement elles se retrouvent toutes le plus loin possible de cette dernière (γ).

---

(1) F. COHN, *Untersuchungen über Bakterien.* (BEITR. Z. BIOL. DER. PFLANZEN, Bd I, 1872.)

Ces deux Spirilles sont donc sensibles aux solutions plus concentrées que l'eau de mer (hypertoniques) comme aux solutions moins concentrées (hypotoniques). Tous deux se comportent de la même façon; si l'on ajoute à cela qu'ils présentent les mêmes caractères de forme et de coloration, on comprendra que je les aie confondus jusqu'au moment où j'ai fait sur eux des expériences de géotaxisme: pour la pesanteur, leurs réactions sont tout à fait différentes. (Voir le travail suivant: *La sensibilité à la gravitation.*)

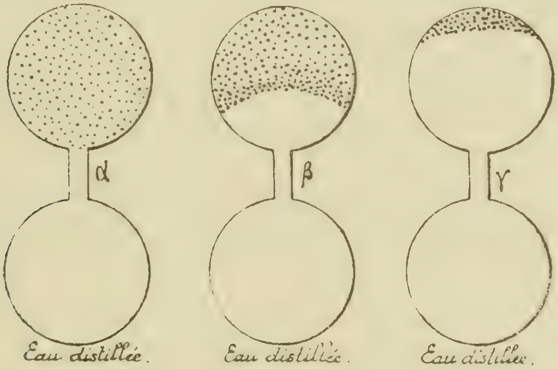


FIG. 2.

Le Spirille B se montre absolument insensible aux solutions trop concentrées et aux solutions trop étendues. Par tous ses autres caractères, il se rapproche du *Sp. undula,* mais tandis que celui-ci fuit énergiquement les solutions trop concentrées, le Spirille B se laisse chaque fois surprendre par elles.

Le seul Flagellate que j'aie pu étudier, le *Heteromita rostrata*, se comporte absolument comme les Spirilles A et C.

J'ai expérimenté sur trois Infusoires Ciliés: *Anophrys sarcophaga*, *Euplotes harpa* et *Oxytricha gibba*. L'observation est plus aisée qu'avec les Spirilles : comme les individus sont beaucoup plus grands, on peut très facilement suivre leurs mouvements au microscope. Tous les trois sont très sensibles aux solutions hyperotoniques. Les deux premiers fuient également les liquides hypotoniques. Quant à l'*Oxytricha gibba*, il paraît absolument insensible au défaut de concentration; lorsque, dans l'expérience des deux gouttes communicantes, il arrive à la limite que les *Anophrys* ne franchissent pas, on ne le voit jamais rebrousser chemin; il continue sa course, mais à peine est-il dans le liquide trop dilué qu'il commence à gonfler : aussitôt il se met à tourner sur place, jusqu'à ce que l'eau qui pénètre constamment dans la cellule finisse par la faire éclater.

Le tableau suivant résume les observations; le signe + indique que l'organisme réagit; le signe O, qu'il est insensible.

	SENSIBLE A LA SOLUTION	
	hyperotonique.	hypotonique.
Spirille A	+	+
Spirille B	O	O
Spirille C	+	+
Heteromita rostrata	+	+
Anophrys sarcophaga.	+	+
Euplotes harpa	+	+
Oxytricha gibba	+	O

La plupart des êtres unicellulaires marins que j'ai pu examiner fuient donc les solutions hyperotoniques et les solutions hypotoniques. Si nous considérons la sensibilité à la concentration comme analogue à la sensibilité à la lumière, à la pesanteur, etc., que présentent les organismes inférieurs, nous grouperons sous le nom de *tonotaxisme positif* les mouvements qu'exécutent les êtres inférieurs pour se diriger vers une solution plus concentrée (expériences avec l'eau distillée) et nous appellerons *tonotaxisme négatif* leur migration vers les liquides moins concentrés (expériences avec le chlorure de sodium).

A l'exception des Oxytriches, les divers êtres qui s'écartent des milieux hyperotoniques fuient aussi les milieux hypotoniques : ils cherchent à rester dans leur liquide physiologique, l'eau de mer, ou du moins dans une solution dont la valeur osmotique est voisine de celle de l'eau de mer. L'expérience suivante est concluante à cet égard (fig. 3) : à l'une des extrémités d'une goutte d'eau de mer dans laquelle nagent des *Anophrys*, on dépose quelques cristaux de chlorure de sodium, puis on met la goutte en communication par son autre bout avec une goutte d'eau distillée. Les Infusoires disséminés dans toute la goutte (α) s'éloignent bientôt et du sel et de l'eau distillée (β). Mais, à mesure que le sel diffuse dans l'eau de mer et de celle-ci dans l'eau pure, les *Anophrys* se rapprochent de plus en plus du canal (γ). Peu de temps après, tous les individus ont traversé le canal et se sont accumulés auprès de son ouverture dans la goutte d'eau distillée vers laquelle s'est déjà transportée une bonne quantité de chlorure de sodium (δ). Finalement on les trouve disséminés dans cette dernière goutte (ε). Il y a donc pour ces organismes un *optimum de concentration* vers lequel ils tendent à se diriger.

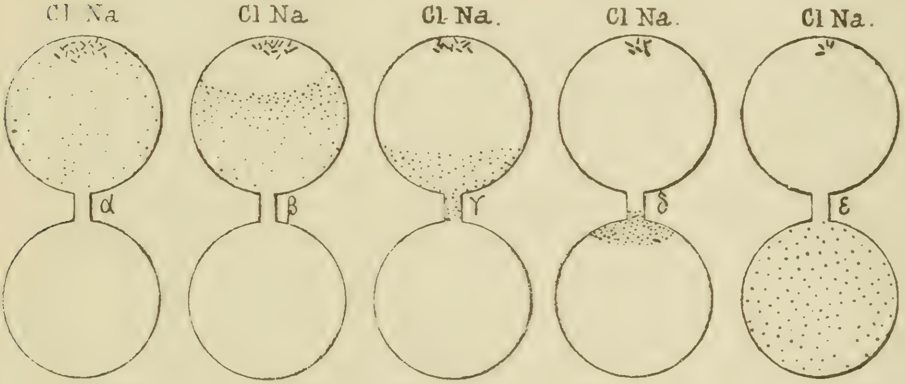


Fig. 3.

L'optimum dans les phénomènes de sensibilité a été étudié par divers physiologistes. Le plus grand nombre des faits connus se rapportent à la sensibilité de la lumière. M. Strasburger ([1]) observa que certaines zoospores d'Algues fuient une lumière intense et se rapprochent au contraire d'une lumière plus faible. Il y a entre ces deux extrêmes un éclairement optimum. M. Stahl ([2]) fit des remarques analogues sur la position que prennent les grains de chlorophylle dans la cellule. D'après M. Sachs ([3]), les tiges adultes de *Tropaeolum* présentent les mêmes réactions que les zoospores étudiées par M. Strasburger.

Les observations de M. Engelmann nous intéressent davantage. Dans ses études sur l'assimilation ([4]), ce physiologiste utilisa la sensibilité de certaines Bactéries vis-à-vis de l'oxygène : elles se portent vers les sources d'oxygène, telles que les cellules d'Algues éclairées. Mais elles ne se placent pas contre l'Algue elle-même : elles restent toujours à une certaine distance de celle-ci, et si, par hasard, elles s'en approchent de trop près, elles exécutent immédiatement un mouvement de recul. Les diverses Bactéries se tiennent à des distances variables : chaque espèce reste dans la zone où l'oxygène atteint la tension qui lui convient le mieux. Le même auteur ([5]) a fait sur le *Paramaecium bursaria* des expériences qui permettent de conclure qu'il existe également chez cet Infusoire un optimum pour la sensibilité à l'oxygène.

Il en est de même pour les organismes marins que j'ai étudiés. Lorsqu'une grosse goutte d'eau de mer contenant des Spirilles et des *Anophrys* est recouverte d'une lamelle, la pénurie d'oxygène ne tarde pas à se faire sentir à l'intérieur du liquide. Aussi voit-on les organismes déserter les zones moyennes pour s'accumuler le long des bords de la lamelle (fig. 4) et autour des bulles d'air

---

([1]) ED. STRASBURGER, *Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwarmsporen.* (Iena, 1878.)

([2]) G. STAHL, *Ueber den Einfluss von Richtung und Starke der Beleuchtung.* (BOT. ZEIT., 1880.)

([3]) J. SACHS, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.* (II. Auflage, 1887.)

([4]) W. ENGELMANN in *Bot. Zeit*, 1880-1881.

([5]) W. ENGELMANN, *Ueber Licht und Farbenperception niederster Organismen.* (PFLÜGER'S ARCHIV, Bd 29, 1882.)

emprisonnées dans la préparation (fig. 5). Les *Anophrys* se placent le plus près de l'oxygène; les Spirilles se maintiennent un peu en arrière. Les individus qui s'écartent de la zone qu'occupe leur espèce, soit pour se rapprocher de la source d'oxygène, soit pour s'en éloigner, y reviennent aussitôt. L'une et l'autre de ces espèces recherchent les endroits où la tension de l'oxygène leur convient le mieux, et fuient ceux où ce gaz est en solution trop concentrée ou trop diluée. Ainsi que le démontrent les expériences, il en est de même pour la sensibilité à la concentration saline.

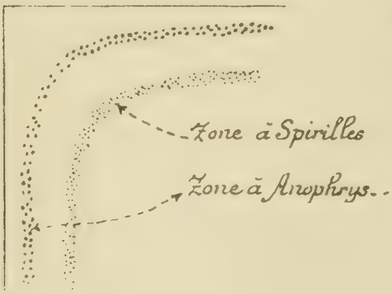


FIG. 4. — Un coin de la lamelle de verre qui recouvre le liquide.

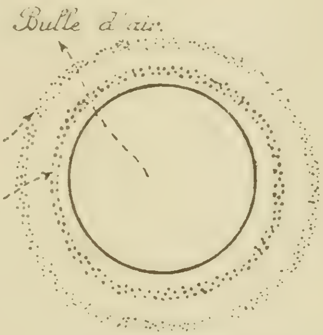


FIG. 5. — Une bulle d'air au sein du liquide.

De ces recherches découle la conclusion suivante :

Les organismes habitués à vivre dans un milieu de concentration constante fuient pour la plupart et les solutions à concentration plus faible et celles à concentration plus forte. Ce résultat est à rapprocher de celui que m'ont fourni mes études sur la sensibilité des cellules de la conjonctive humaine : celles-ci sont également baignées par un liquide de concentration constante, les larmes, et, de même que les êtres unicellulaires marins, elles sont sensibles à l'excès et au défaut de concentration.

LA
SENSIBILITÉ A LA GRAVITATION

PAR

Jean MASSART (¹),
Docteur en sciences naturelles.

Le géotropisme est très manifeste chez les plantes supérieures : nous voyons les arbres dresser leurs tiges vers le ciel, tandis que leurs racines s'enfoncent dans la terre. L'expérience démontre que les mouvements de bas en haut pour la tige et de haut en bas pour les racines doivent être considérés comme une réaction de ces organes contre l'excitation due à la gravitation. Les tiges suivent une direction inverse de celle que la pesanteur tend à leur faire prendre : on les dit négativement géotropiques. Les racines se dirigent dans le sens des lignes de force de la gravitation : elles sont positivement géotropiques.

Des phénomènes analogues se rencontrent chez les plantes inférieures : les filaments fructifères de plusieurs Mucorinées et particulièrement du *Phycomyces nitens* prennent, sous l'influence de la pesanteur, une direction verticale. D'après mes expériences, d'autres champignons (*Aspergillus*, *Penicillium*, *Botrytis*) ne sont pas sensibles à cet excitant.

(¹) Ce travail a paru dans le *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 3ᵉ série, t. XXII, nº 8, pp. 158-167, 1891.

Les animaux sentent-ils la pesanteur comme telle? Il est permis d'en douter.

Parmi les êtres unicellulaires mobiles, un très petit nombre ont été étudiés à ce point de vue. Les expériences ont porté presque exclusivement sur des organismes flagellés verts (*Euglena viridis*, *Chlamydomonas pulvisculus* et secondairement *Hœmatococcus pluvialis* et zoospores d'*Ulothrix tenuis*).

M. Fr. Schwarz (¹) a constaté le premier que les Euglènes et les Chlamydomonades s'accumulent dans les parties supérieures du vase qui les contient; lorsqu'on fait tourner lentement le récipient, ils restent disséminés. Si on dispose les Flagellates sur une machine à force centrifuge, on les voit se diriger vers le centre de l'appareil. Ils tendent donc à suivre une direction diamétralement opposée à celle que leur imprime la force que l'on fait agir sur eux. La pesanteur les ferait tomber au fond du vase: ils s'amassent dans la région la plus élevée. La force centrifuge tend à les éloigner du centre de rotation : ils s'en rapprochent. De même que les tiges des plantes supérieures sont négativement géotropiques, les Euglènes et les Chlamydomonades sont négativement géotaxiques.

M. Aderhold (²) a refait les expériences avec plus de précision. Il introduit les organismes dans des tubes capillaires, disposés verticalement. Il les voit se rassembler dans la partie supérieure des tubes.

Le travail de M. Verworn (³) est venu remettre en question l'existence même de la sensibilité à la pesanteur. Il explique de la façon suivante l'accumulation des Flagellates dans les couches supérieures du liquide : « Dass bei vollständigen Stillstand der Geissel das *hintere* Ende des Protists im Fallen nach unten

---

(¹) Fr. Schwarz, *Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungserscheinungen von Chlamydomonas und Euglena.* (Berichte der Deutsche botan. Gesellschaft, Bd 2, 1884.)

(²) R. Aderhold, *Beitrag zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen.* (Jenaische Zeitsch. f. Naturw., Bd 22, 1888.)

(³) M. Verworn, *Psycho-physiologische Protistenstudien.* (Jena, 1889.)

gerichtet ist und nicht das *vordere* geisseltragende, erscheint mir aus rein physikalischen Gründen ganz selbstverständlich. Denkt man sich nun ein solcher Individuum seine Geissel bewegend, so muss es sich im ganzen, da beim Schwimmen die Geissel vorangerichtet ist, bei nicht allzustarker Thätigkeit derselben nothwendig nach der Oberfläche des Wassers, also dem Schwere entgegen, bewegen. Wenn die Geissel stark schlägt, werden die gelegentlichen Abweichungen von dieser Richtung natürlich grösser sein. » D'après M. Verworn, l'orientation verticale de ces Flagellates n'est donc pas le résultat de leur irritabilité : elle est uniquement due à une série de petites chutes, c'est-à-dire à une action purement mécanique de la pesanteur.

Cette théorie n'est nullement d'accord avec les expériences que j'ai faites à ce sujet. Les espèces que j'ai essayées appartiennent aux groupes des Bactéries, des Infusoires Flagellés et des Infusoires Ciliés. Pour faire ces recherches, je remplissais du liquide contenant les êtres en expérience des tubes étroits ayant environ $0^{mm}5$ de diamètre. Dans ces conditions, la sensibilité à l'oxygène doit nécessairement intervenir. Lorsque les tubes sont déposés à plat, les organismes ont de la tendance à se diriger indifféremment vers l'un ou l'autre des bouts ouverts du tube ; aussi les voit-on abandonner peu à peu les zones moyennes du liquide pour se rassembler aux deux extrémités. Quand les tubes sont verticaux, il n'en est plus d'ordinaire ainsi. Voici comment je dispose l'expérience : les tubes sont fixés sur la platine du microscope de telle sorte qu'ils soient verticaux lorsque le microscope est incliné horizontalement ; on peut alors, à l'aide d'objectifs à long foyer, suivre ce qui se passe dans le liquide.

BACTÉRIES. — J'ai étudié les Spirilles A et C. (Voir le travail précédent : *La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins.*)

Les Spirilles A se dirigent tous vers le haut du tube, même ceux qui en occupaient primitivement la portion la plus déclive. Lorsque tous les individus se sont rassemblés en haut, on retourne le tube. Les Spirilles sont alors soumis à deux influences diamétralement opposées : d'une part, la sensibilité à l'oxygène qui les ferait rester auprès de l'orifice inférieur; d'autre part, la sensibilité à la pesanteur qui tend à leur faire regagner les couches supérieures. C'est cette dernière influence qui l'emporte. Aussitôt après le retournement, les microbes commencent à quitter le bout inférieur. Mais il y a un grand nombre d'individus qui, après s'être éloignés un peu, reviennent rapidement vers le bas; ils paraissent hésiter à quitter l'oxygène. Néanmoins, au bout de dix à quinze minutes, tous se trouvent réunis auprès de l'extrémité supérieure.

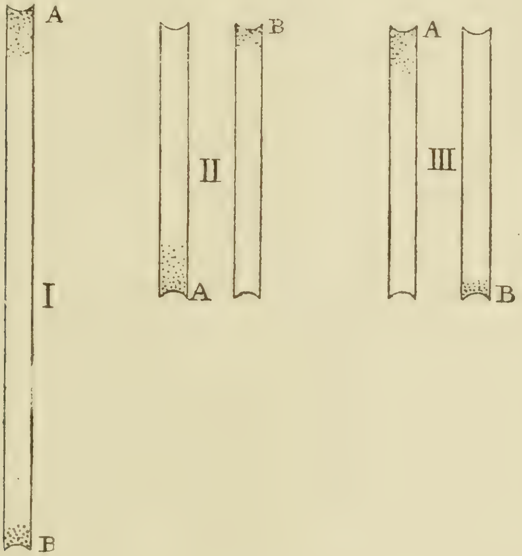
Les Spirilles C se rassemblent toujours en bas. Il ne s'agit pas d'une chute passive, car l'examen microscopique montre qu'ils sont animés de mouvements très vifs et que dans le tube vertical ils nagent très activement vers le fond.

Il est curieux de voir que deux Spirilles qui présentent exactement la même sensibilité à la concentration et à l'oxygène (voir le travail précédent), se comportent si différemment pour la pesanteur. Le Spirille A est négativement géotaxique, tandis que le Spirille C l'est positivement.

Flagellates. — J'ai soumis à l'expérience le *Polytoma Uvella*, le *Chlamydomonas Pulvisculus* et le *Chromulina Woroniniana*. Les deux derniers sont très sensibles à la lumière; j'ai donc dû modifier légèrement le dispositif. Les tubes de verre remplis du liquide de culture sont placés verticalement sous une caisse noire et on les examine après un temps qui varie de dix minutes à une heure. La sensibilité à l'oxygène découverte par M. Aderhold chez le *Chlamydomonas* ne vient aucunement troubler l'expérience; mais il faut que l'examen microscopique soit fait assez rapidement pour que la lumière n'ait pas le temps d'intervenir.

Les *Polytoma* sont négativement géotaxiques : ils s'accumulent dans les couches supérieures du liquide.

Les *Chlamydomonas* sur lesquels j'ai expérimenté provenaient d'une fosse à purin où ils formaient une épaisse couche. En les recueillant à la surface, on obtient un liquide qui en renferme des quantités énormes. Le lendemain, la plus grande partie s'est déposée au fond du flacon. Les individus des couches supérieures du flacon se montrent négativement géotaxiques. On délaie dans une grande masse d'eau fraîche la boue adhérente au fond du flacon et constituée par les *Chlamydomonas*. La plupart se rapprochent de la surface ; il persiste néanmoins un léger dépôt. Un long tube de verre est rempli de liquide contenant à la fois des individus du haut et du bas. L'examen fait au bout d'une heure (voir la figure schématique ci-après, I) montre une accumulation considérable au bout supérieur (A) et une autre plus légère, inférieure (B). Le tube est alors brisé en son milieu, de telle sorte (II) que A se trouve en bas et B en haut. Au bout d'une heure (III), les individus de A se sont de nouveau dirigés vers le haut et ceux de B vers le bas.



Une étude attentive montre que les *Chlamydomonas* rassemblés en B sont presque inertes ; lors du retournement du tube, on constate qu'en tombant vers le fond ils n'exécutent que des mouvements ciliaires peu prononcés. Aussi suis-je porté à croire que leur accumulation dans la portion déclive est une chute passive dans laquelle la réaction contre la gravitation n'a rien à voir. Ils tombent pour la plupart avec l'orientation indiquée par M. Verworn : les cils en haut, la portion postérieure du corps en bas.

Les *Chromulina Woroniniana* décrits par M. Fisch (¹) appartiennent à un groupe de Flagellates jaunes, dont une autre espèce a été étudiée par M. Woronin (²), sous le nom de *Chromophyton*. D'après ces deux observateurs, les organismes présentent ceci de particulier, que pendant la belle saison on les voit flotter comme une fine poudre jaune *sur* la surface des pièces d'eau et des bassins des serres, tandis qu'en hiver on les rencontre au fond de l'eau, particulièrement dans les cellules poreuses des Sphaignes.

A la température de 15°-20° C., ils se dirigent vers les couches supérieures, tandis que vers 5°-7° C., ils gagnent, au contraire, les couches inférieures du tube capillaire. On constate pour ces êtres un phénomène tout spécial. Leur réaction contre la pesanteur change de signe suivant que la température est élevée ou basse. Leurs mouvements phototaxiques subissent une modification analogue : à 20° C., les *Chromulina* se rapprochent de la source de lumière; à 5° C., ils s'en éloignent. Ces faits expliquent pourquoi en été ils flottent sur l'eau et pourquoi en hiver ils vont se loger au fond.

Il n'existe pas beaucoup d'exemples de sensibilités qui changent de signe suivant les conditions extérieures. M. Stahl (³) a vu que les rhizomes de diverses plantes sont positivement géotropiques lorsqu'ils sont éclairés, et qu'à l'obscurité ils prennent une direction transversale par rapport aux lignes de force de la pesanteur. D'après M. Sachs (⁴), les jeunes plantules de *Tropaeolum* et de *Hedera* sont positivement héliotropiques, alors que plus tard elles fuient la lumière.

(¹) Fisch, *Untersuchungen über einige Flagellaten*. (Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd 17, 1885.)

(²) Woronin, *Chromophyton Rosanoffii*. (Bot. Zeit., 1880.)

(³) G. Stahl, *Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus*. (Berichte der Deutsche botan. Gesellsch., 1888.)

(⁴) J. Sachs, *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. (II. Auflage, 1887.)

INFUSOIRES CILIÉS. — L'*Anophrys sarcophaga* et l'*Euplotes harpa*, que j'ai déjà étudiés à propos du tonotaxisme, se rassemblent constamment au bout supérieur du tube. Lorsqu'on retourne celui-ci, ils remontent vers les couches les plus élevées. Néanmoins il en reste toujours quelques-uns près de la surface libre inférieure. Des expériences comparatives faites pour déterminer la sensibilité à l'oxygène chez les Spirilles A, B, C, et chez les Infusoires Ciliés (voir le travail précédent), montrent que ces derniers s'amassent dans des régions où la tension de l'oxygène est plus forte que dans la zone où se tiennent les Spirilles : ils ont donc un plus grand besoin d'oxygène que ceux-ci.

La *Vorticella nebulifera* paraît insensible à la pesanteur. Les individus de cette espèce se portent indifféremment vers les deux orifices du tube, que celui-ci soit horizontal ou vertical. M. Aderhold a constaté que les zoospores du *Polyphaga Euglenae,* ainsi qu'un Flagellate voisin des *Bodo*, sont également insensibles à l'excitant qui nous occupe. Du reste, pendant le cours de ces recherches, j'ai souvent rencontré des organismes qui étaient dans le même cas.

Le tableau suivant résume mes observations. Le signe + exprime que l'organisme est positivement géotaxique; le signe — indique le géotaxisme négatif; le signe ○, l'indifférence.

Spirille A	—
Spirille C	+
Polytoma Uvella	—
Chlamydomonas Pulvisculus.	—
Chromulina Woroniniana à 15°-20° C.	—
Chromulina Woroniniana à 5°-7° C.	+
Anophrys sarcophaga	—
Vorticella nebulifera	○
Euplotes harpa	—

Mes expériences ne concordent nullement avec la théorie de M. Verworn. L'accumulation des Spirilles A, *Polytoma, Chlamydomonas*, *Chromulina*, à 15°-20° C., *Anophrys* et *Euplotes*, dans les couches supérieures, et des Spirilles B et *Chromulina*, à 5°-7° C., dans les couches inférieures, est le résultat d'un transport très actif pendant lequel on ne constate pas les petites chutes dont parle

M. Verworn. D'ailleurs, les expériences de retournement que j'ai faites avec le *Chlamydomonas* et le *Polytoma* viennent lever tous les doutes. Aussitôt le tube retourné, tous les individus se trouvent dans les portions les plus basses, et beaucoup d'entre eux sont attachés contre la surface inférieure du liquide : leurs cils sont en ce moment dirigés en bas; ce n'est certes pas une chute qui peut leur faire exécuter un mouvement de bascule.

Quant à la position que prennent ces êtres pendant une chute au sein de l'eau, elle est loin d'être toujours conforme à ce que suppose M. Verworn. On les tue par l'addition de quelques gouttes de solution d'iodure de potassium iodé, puis on introduit le liquide dans des tubes capillaires qu'on fixe verticalement à la platine du microscope incliné. Les organismes tombent alors vers la portion déclive : les *Polytoma* et les *Chlamydomonas* ont les cils dirigés en haut, mais les Spirilles et les *Anophrys* tombent dans un sens quelconque. Quant aux *Chromulina* et aux *Euplotes*, ils se déforment trop rapidement pour qu'on puisse faire sur eux des observations précises.

Voici les conclusions que je crois pouvoir tirer de cette étude :

1° Des organismes mobiles, sensibles à la pesanteur, se trouvent non seulement parmi les Flagellates, mais encore parmi les Bactéries et parmi les Infusoires Ciliés;

2° Deux formes très voisines de Spirilles présentent des réactions géotaxiques totalement différentes;

3° Le géotaxisme du *Chromulina Woroniniana* change de signe suivant la température;

4° Contrairement à ce que suppose M. Verworn, l'accumulation des organismes unicellulaires dans les couches superficielles du liquide est bien réellement un fait d'irritabilité.

En terminant ces deux notices, je suis heureux de pouvoir remercier M. le docteur Casse, médecin-directeur de l'hôpital maritime de Middelkerke, et M. le professeur Heger, de leur bienveillant concours.

Fait au laboratoire de physiologie de l'Université
de Bruxelles en mars-mai 1891.

LA SENSIBILITÉ TACTILE CHEZ LES ORGANISMES INFÉRIEURS

PAR

Jean MASSART (¹),
Docteur en sciences naturelles.

On sait depuis longtemps que diverses actions mécaniques peuvent mettre en jeu l'irritabilité des êtres vivants. Le fait est évident chez les animaux qui possèdent un système nerveux différencié, mais il est loin de leur être spécial : chacun a pu observer que la sensitive (*Mimosa pudica*) replie et abaisse ses feuilles lorsque la plante est secouée et qu'une Vorticelle rétracte son pédoncule lorsqu'on agite brusquement l'eau qui baigne l'animal. Ces réactions sont le résultat d'un choc, c'est-à-dire d'une excitation instantanée et forte.

Il est une autre série de phénomènes qui se rapprochent beaucoup plus de ceux que j'ai étudiés : quand la vrille d'une plante grimpante arrive au contact d'un corps solide, d'un mince bâton, par exemple, on voit après un temps variable la vrille se recourber (²) autour du support, l'enlacer entièrement et l'entourer

---

(¹) Ce travail a paru dans le journal publié par la Société royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles, tome XCII, 1891.

(²) Cette réaction a reçu des botanistes le nom d'*haptotropisme*. M. Verworn (1889) a réuni sous le nom de *thigmotropisme* les phénomènes d'excitabilité tactile enfin de plusieurs tours de spire. Un petit coup sec ou une secousse appliquée à la vrille n'aurait amené aucune courbure appréciable. Celle-ci ne se produit donc que par un contact très faible en lui-même, mais dont l'action se continue pendant un certain temps.

Il existe assez bien d'organismes inférieurs qui sont sensibles à la fois à ces deux genres d'excitations mécaniques. Ainsi, les Vorticelles se rétractent lorsqu'on secoue le liquide qui les contient; elles réagissent ici à une excitation brusque et de courte durée. Il arrive aussi qu'elles quittent leur pédoncule et se mettent à nager librement; on les voit après un certain temps se fixer de nouveau à une surface résistante quelconque : or, pour s'y fixer, elles ont dû en sentir le contact.

D'autres organismes ne paraissent excitables que par des pressions continues et de faible intensité. Certains Flagellates ne manifestent en rien qu'ils sentent les secousses imprimées à leur milieu de culture, mais ils vont, comme les Vorticelles, s'attacher aux appuis qu'ils rencontrent.

D'autres enfin ne réagissent que lorsqu'ils sont soumis à des excitations fortes et brusques : telle est la Noctiluque. La présence dans la cellule de globules de matière grasse fait que sa densité n'est que de 1,015. Aussi les Noctiluques flottent-elles à la surface de l'eau de mer, dont la densité égale 1,027.

On sait que ces animaux émettent une lumière assez vive lorsqu'on les agite; or, une lamelle de verre délicatement déposée sur l'eau à la surface de laquelle ils flottent n'amène aucune réaction lumineuse de la part des individus touchés, quelle que soit la durée de l'expérience. Les cellules qui sont disposées le long de la paroi du vase et qui sont donc en contact avec elle, ne réagissent pas non plus aussi longtemps que l'eau est calme. Ces Cystofla-

---

que présentent les Protistes. Mais le premier terme date de 1884; il est donc logique de le conserver. Toutefois, comme les réactions tactiles des êtres inférieurs ne sont jamais des courbures, je propose de les désigner sous le nom d'*haplotaxisme*.

gellates ne sont donc pas sensibles au contact prolongé d'un corps résistant. Mais qu'on donne une chiquenaude au vase, et aussitôt la surface du liquide se met à vibrer : on voit apparaître des lignes lumineuses séparées par des espaces sombres. C'est la reproduction de l'expérience de physique sur la vibration des plaques : les portions vibrantes s'illuminent, tandis que les lignes nodales restent sombres. Ces dessins varient à l'infini, suivant la forme du vase et l'endroit que l'on touche. De même, lorsqu'on laisse tomber une toute petite bille dans de l'eau où se trouvent les Noctiluques, on voit celles-ci s'illuminer à mesure que se propagent les ondulations concentriques produites par la chute de la bille. L'émission de lumière commence et cesse avec le passage de l'onde : les Noctiluques ne réagissent donc qu'aussi longtemps qu'elles sont agitées.

Dans les pages suivantes, je ne m'occuperai que de la sensibilité tactile proprement dite, c'est-à-dire celle où intervient uniquement la pression légère et continue, à l'exclusion du choc et de la secousse. Pour les manifestations de ces derniers excitants, on peut consulter le travail très complet de M. Verworn : *Psycho-physiologische Protistenstudien.* (Iéna, 1889.)

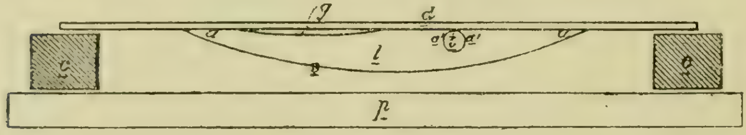
Mes expériences ont été faites au laboratoire de physiologie végétale et au laboratoire de physiologie humaine de l'Université de Bruxelles, ainsi qu'à l'Hospice maritime de Middelkerke, où j'ai eu l'occasion de passer plusieurs semaines comme interne. Qu'il me soit permis de remercier MM. Errera, Heger et Casse pour l'aide et les conseils qu'ils m'ont donnés.

Dans la présente notice, je ne m'étendrai pas longuement sur les faits que j'ai observés. Il y a du reste certaines expériences qui ne sont pas achevées. Je crois inutile de discuter ici ce qui a été écrit sur ce sujet. Ces pages doivent donc être considérées comme une note préliminaire.

Parmi les organismes que j'ai étudiés, les uns sont mobiles, tels que les Bactéries, les zoospores de Champignon, les Amibes, les Infusoires; les autres sont immobiles, tels que le mycélium de Champignon.

Les premiers réagissent à des excitations des plus minimes : non seulement à la pression développée par le contact de la plus petite particule solide qu'il soit possible de distinguer au microscope, mais encore à la résistance beaucoup plus faible que leur opposent les substances gélatineuses et même à la résistance que présente la surface libre de l'eau par suite de la tension superficielle. J'y reviendrai à propos du seuil de l'excitation.

Pour l'étude de l'haptotaxisme, on a presque toujours recours à la méthode des gouttes suspendues. A la surface inférieure d'un grand couvre-objet, on suspend une goutte de liquide contenant les êtres en expérience. Le deckglas est alors déposé sur un cadre de carton imbibé d'eau et celui-ci placé sur un porte-objet. La goutte est ainsi soustraite à l'évaporation et l'observation peut être continuée pendant plusieurs jours. Pour rendre l'expérience plus complète, on procède de la façon suivante : on enduit une petite portion de la surface du couvre-objet (*d*, voir la figure ci-jointe) d'une solution de gélatine à 5 ou 7 °/₀ (*g*); après que celle-ci s'est figée par le refroidissement, on dispose à côté d'elle un petit tube capillaire de verre (*t*); enfin, une goutte du liquide qui contient les organismes à étudier est déposée sur le deckglas, de manière à recouvrir la gélatine et le tube (*l*); la lamelle est alors retournée sur le cadre de carton mouillé (*c*), et celui-ci placé sur le porte-objet (*p*). Les êtres qui nagent dans le liquide rencontrent ainsi plusieurs surfaces dont la résistance est variable : le couvre-objet (*d*) et le tube de verre (*t*), la gélatine (*g*), la surface aérienne (*s*) qui limite inférieurement le liquide et dans laquelle la tension superficielle crée une résistance très faible. Enfin, le long des bords de la goutte existe un angle (*aa*) rempli de liquide et formé en haut par le verre couvreur et en bas par la surface libre de la goutte; deux angles analogues (*a'a'*), formés d'une part par la lamelle et d'autre part par la surface extérieure du tube capillaire,



existent des deux côtés de la ligne de contact du verre couvreur et du tube capillaire.

Mes recherches ont porté sur un nombre considérable d'organismes. Comme les réactions qu'ils présentent dépendent de la forme et de la structure de leur corps au moment de l'expérience, plutôt que du groupe auquel les rattachent les taxinomistes, je les classerai suivant leur forme, sans égard pour la classification naturelle. Ainsi, j'étudierai sous la rubrique : « Amibes », non seulement les Rhizopodes habituellement désignés sous ce nom, mais encore les formes analogues que présentent les Flagellates, les Monadines, les Myxomycètes, les Spongilles et même certaines cellules appartenant à des animaux bien supérieurs en organisation. Ma façon de grouper les êtres que j'étudie a donc uniquement pour objet de respecter les analogies physiologiques au point de vue de la sensibilité tactile.

Bactéries. — Un très grand nombre de saprophytes mobiles manifestent de la sensibilité au contact. On les voit dans la goutte suspendue s'accoler par toute leur longueur aussi bien à la surface libre du liquide qu'à la lamelle de verre et à la gélatine. Le *Spirillum undula* présente même cette particularité qu'il aplatit longitudinalement ses tours de spire pour amener au contact de la surface résistante un plus grand nombre de points de son corps. Les Spirilles qui vivent dans l'eau de mer se comportent de la même façon. Les microbes pathogènes que j'ai eu l'occasion d'étudier ne m'ont jamais présenté la moindre sensibilité tactile.

Infusoires Ciliés. — L'haptotaxisme peut se constater le mieux dans l'ordre des Hypotriches. Ces espèces possèdent sur la face ventrale du corps, outre les cils fins du péristome, des cils épars, ordinairement durs et épais, disposés pour la marche. Grâce à cette adaptation, ils peuvent courir sur les corps qu'ils rencontrent. Après avoir parcouru en tous sens la surface d'un de ces objets, ils nagent dans le liquide et recommencent le même manège sur un objet voisin : il est évident qu'ils doivent sentir les corps avec lesquels ils viennent en contact. On observe aussi qu'ils marchent très bien à la surface de la gélatine immergée, ainsi que contre la surface aérienne de la goutte.

Ainsi que je l'ai dit antérieurement, les Vorticelles peuvent se détacher de leur support et nager librement. Mais, au bout d'un certain temps, elles se fixent par leur pôle postérieur, soit à un corps solide, soit à une gelée, telle que la gélatine introduite dans la goutte ou le revêtement glaireux de certaines Algues, soit à la surface libre du liquide.

Les Colpodes manifestent leur sensibilité tactile d'une façon toute différente. On les voit s'accumuler dans l'angle tout le long du bord de la goutte suspendue, ainsi que dans les angles qui existent de part et d'autre du tube capillaire immergé. Les individus s'y disposent de telle sorte que leur pôle antérieur soit dirigé vers le sommet de l'angle. On ne constate aucune réaction dans les autres parties du liquide, là où les Colpodes touchent isolément soit le verre, soit la surface libre, soit la gélatine. Il semble que leur sensibilité tactile n'est mise en jeu que lorsque leurs corps sont en contact avec deux excitants à la fois, ce qui n'est réalisé que dans les angles.

A côté de ces Infusoires qui possèdent la sensibilité tactile, il en est bon nombre qui ne réagissent qu'au choc, et d'autres qui ne répondent à aucun excitant mécanique de quelque nature qu'il soit.

Flagellates. — Les manifestations tactiles sont très variables chez les organismes que je groupe sous cette dénomination. Chez les *Chlamydomonas*, l'individu qui, en nageant, arrive au contact d'un corps résistant, se rejette brusquement en arrière. Puis il reprend sa natation en avant pour se relancer en arrière à un nouveau contact; après avoir plusieurs fois de suite buté contre la même surface, il finit par ne plus exécuter de mouvement rétrograde et il s'y attache. Ce fait a été observé par M. Pfeffer. Les espèces de *Chlamydomonas* que j'ai rencontrées ne m'ont jamais présenté ce phénomène; ils se fixaient directement par leurs fouets aux corps qu'ils touchaient et exécutaient alors de petits mouvements oscillatoires. Les *Polytoma* sont des organismes à deux fouets égaux, qui morphologiquement ne diffèrent des *Chlamydomonas* que par l'absence de chlorophylle. Ils présentent la même sensibilité tactile que ces derniers.

Il existe un grand nombre de Flagellates à deux fouets inégaux : l'un a une direction antérieure et ses battements font progresser le corps; l'autre traîne derrière et sa fonction est probablement celle d'un gouvernail. Mais il peut servir aussi à fixer l'organisme. Son extrémité distale s'attache à une surface résistante, et l'individu ainsi ancré exécute des mouvements avec son flagellum antérieur. J'ai souvent eu l'occasion de constater ce phénomène chez l'*Heteromita lens*, et j'ai pu répéter les expériences à Middelkerke avec l'*Heteromita rostrata*. Certaines zoospores de *Saprolégniacées* sont pourvues de deux fouets disposés de la même façon. Ils présentent des réactions tactiles analogues. Il en est de même des spermatozoïdes du *Fucus serratus*.

Tous ces divers organismes flagellés se fixent indifféremment aux corps solides, aux corps gélatineux et à la surface libre de l'eau. Les deux fouets des *Chlamydomonas* et des *Polytoma* s'attachent à la fois, et ils ne peuvent donc plus déplacer l'organisme. Il en est autrement chez les *Heteromita*, chez les zoospores de *Saprolégniacées* et chez les spermatozoïdes de *Fucus* : l'un des fouets reste libre et ses battements tendent à faire avancer le corps tout entier. Ces derniers Flagellates ne restent en place que lorsque la surface à laquelle est fixé le fouet postérieur est elle-même capable de résister à la traction exercée par les mouvements du fouet antérieur; tel n'est pas le cas pour la surface libre du liquide : aussi voit-on les individus attachés à cette surface progresser lentement sous l'influence du fouet antérieur.

Le dernier Flagellate sur lequel j'ai expérimenté présente des réactions toutes différentes; c'est le *Chromulina Woroniniana*. On le rencontre assez souvent au printemps et en été sur l'eau des bassins qui se trouvent dans les serres. Il s'y présente sous forme d'une poudre dorée, brillante, très fine. L'examen microscopique montre que cette poudre flotte *au-dessus* de la surface de l'eau. Des recherches dont je crois inutile de donner ici le détail m'ont permis de constater que l'émersion de ce Flagellate est une réaction tactile. Il ne se contente pas, comme les autres espèces dont je viens de parler, de s'attacher contre la surface aérienne du liquide; il traverse d'une façon active les couches superficielles et vient s'enkyster au-dessus du liquide. Dès lors il n'est plus mouillé par l'eau et il est soutenu par les seules forces moléculaires.

Beaucoup d'organismes flagellés sont absolument insensibles au contact; tels sont les *Euglena* et les *Tetramitus*. Ces derniers ont ceci de particulier, qu'ils passent par une phase pendant laquelle ils ont la forme d'Amibe et sont très sensibles au contact.

Amibes. — Toutes les cellules à mouvements amiboïdes que j'ai eu l'occasion d'observer sont très sensibles au contact; ce sont des *Amibes* proprement dites, des *Monadines*, des *Myxomycètes*, des *Flagellates*, des cellules de *Spongille* et des globules blancs du sang de divers animaux et spécialement de la grenouille. Les réactions tactiles sont partout les mêmes. Dans un travail fait avec la collaboration de M. Charles Bordet et publié dans le fascicule du 25 mars 1890 de ce *Journal*, nous avons décrit les manifestations tactiles que présentent les leucocytes de la grenouille. Je crois donc inutile d'y insister à nouveau et je me permets de renvoyer à ce travail.

Botrytis cinerea. — A part ce qui concerne les vrilles des plantes grimpantes, la sensibilité tactile a été peu étudiée chez les organismes qui sont fixés à leur substratum.

Léo Errera a constaté que les filaments fructifères d'un Champignon, le *Phycomyces nitens*, se courbent sous l'influence d'un contact : il s'agit donc ici d'un phénomène d'haptotropisme en tout comparable à ceux que présentent les vrilles. On sait aussi que les cellules de certains champignons à chapeaux cessent de croître lorsqu'elles arrivent au contact d'un corps solide.

Chez le *Botrytis cinerea*, j'ai observé exactement le contraire. Les cellules qui sont excitées par le contact d'un corps résistant se développent très rapidement; elles se segmentent, donnent des branches qui se divisent à leur tour et ainsi se constitue au contact de l'excitant un petit amas cellulaire qui ne tarde pas à noircir et à devenir en tout semblable aux sclérotes que donnent un grand nombre de Champignons.

Il me reste encore un point à examiner. Quelle est l'excitation la plus faible qui puisse produire une réaction; ou, en d'autres termes, quelle est la pression la plus faible que les organismes soient capables de sentir? Cette excitation minimum sera le *seuil de l'excitation.* Il faut tout d'abord établir une distinction entre les organismes mobiles au sein du liquide, Bactéries, Infusoires Ciliés, Flagellates, Amibes, et les Champignons immobiles.

Les premiers sont de beaucoup les plus sensibles. Tous ceux que j'ai observés sentent la résistance que leur oppose la surface libre de la goutte, et qui est due à la tension superficielle. La surface aérienne de l'eau où nagent les organismes est comparable à une membrane qui serait tendue par une force égale à 7,5 milligrammes par millimètre de longueur. Les forces moléculaires créent ainsi à la surface libre de l'eau une résistance qui manque dans les couches profondes, et à laquelle les êtres que nous avons passés en revue sont manifestement sensibles. Les physiciens ont montré que la tension superficielle de l'eau est réduite au tiers lorsqu'on y verse une mince couche d'huile. On obtient ce résultat en déposant un cheveu à la surface de la goutte suspendue; la petite quantité de matière grasse qui imprègne le cheveu s'étale de part et d'autre sur l'eau et il se produit une zone où la tension superficielle n'est que d'environ 2,5 milligrammes par millimètre de longueur. Or, on constate que dans cette zone les Bactéries, les Amibes, les Flagellates et les Vorticelles ne s'accolent plus contre la surface, que les Infusoires Hypotriches n'y viennent plus courir, enfin que les *Chromulina* ne la traversent pas. Tous ces êtres se comportent comme si cette zone n'exerçait aucune résistance : ils ne la sentent pas. Le seuil de l'excitation est donc compris pour eux entre la résistance qui existe à la surface aérienne de l'eau et celle qui existe à la surface de séparation de l'eau et des matières grasses.

Chez les Champignons, l'excitation doit avoir une valeur beaucoup plus grande pour que la plante réagisse. Les filaments fructifères de *Phycomyces* se courbent pourtant lorsque deux d'entre eux se touchent. Les Champignons à chapeaux et le *Botrytis* ne réagissent absolument pas dans ces conditions; l'excitation est trop faible. Le dernier ne réagit pas non plus lorsqu'on le touche avec de la gélatine à 15 °/o, figée par le refroidissement. Il est probable que chez lui le seuil de l'excitation est comparable à ce qu'il est chez les plantes grimpantes.

NOTE

SUR LA

FÉCONDATION DU " GERANIUM PHAEUM „

PAR

Léo ERRERA ([1]).

Dans un intéressant travail de M. O. Kuntze, publié par la *Botanische Zeitung* et dont je me propose de soumettre prochainement une analyse à la Société, on lit le passage suivant : « Pflanzen mit schmutzigbraunen Blüthen sind im Allgemeinen sehr selten und die wenigen Arten sind auch nur vereinzelt vorkommend gewissermaassen aussterbend, z. B. *Nonnea pulla*, *Gentiana purpurea*, *Atropa Belladona*, *Geranium phaeum*; bei diesen ist Insectenbefruchtung noch nicht nachgewiesen... Braune Blüthenfarbe wird deshalb von befruchtenden Insecten übersehen oder vielmehr gemieden weil sie gewissermaassen eine Mimicrie für die braune Farbe zahlloser Käfer ist... ([2]). » Ce passage contient, si je

---

([1]) Extrait du *Compte rendu de la séance mensuelle du 11 janvier 1879 de la Société royale de botanique de Belgique.* — La terminologie que j'emploie ici est celle qui se trouve exposée dans le travail : *Sur la structure et les modes de fécondation des fleurs* (BULL. SOC. BOT. BELG , t. XVII, p. 38) ou *Recueil d'œuvres* de LÉO ERRERA (BOT. GEN., I, p. 50.)

([2]) *Die Schutzmittel der Pflanzen*, p. 67. (GRATISBEILAGE ZUR BOT. ZEIT., 1877) : « Les plantes à fleurs d'un brun sale sont en général peu nombreuses et les quelques espèces qui sont dans ce cas n'apparaissent même qu'isolément; elles sont en quelque sorte en voie d'extinction, par exemple, *Nonnea pulla*, ne me trompe, plusieurs inexactitudes. D'abord, peut-on bien soutenir que le *Geranium phaeum* et surtout l'*Atropa Belladona* soient des plantes extrêmement rares et en voie de s'éteindre? Que l'on considère l'aire de dispersion assez vaste de ces deux espèces et leur fréquence aux localités où elles se trouvent, et l'on conclura, je crois, en sens contraire.

Examinons ensuite la deuxième affirmation de M. Kuntze : « Chez ces espèces, dit-il, on n'a pas encore observé la fécondation par les insectes. » Si l'auteur avait tenu compte des *Atti della Società Italiana di Scienze naturali* (1871, vol. XIII, p. 256) et s'il s'était rappelé une remarque de M. Darwin (*The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, 1876, p. 420), il aurait vu que son opinion doit être rectifiée, tout au moins en ce qui concerne le *Geranium phaeum*. En effet, M. Darwin a vu cette plante visitée par des bourdons et, dans le recueil italien que je viens de citer, M. L. Ricca a étudié sa structure et sa fécondation, Comme la description de M. Ricca, si elle n'est pas tout à fait complète, est du moins parfaitement exacte, je me plais à la traduire en entier.

« Le *Geranium phaeum* L. est protérandrique. Les étamines mûrissent en deux stades successifs, pendant lesquels chaque verticille de cinq étamines se relève, de l'état d'incurvation précédent, à la position dressée, et surplombe les pistils. Ceux-ci restent fermés jusqu'à ce que les deux verticilles staminaux, après l'émission du pollen, soient de nouveau repliés et incurvés à peu près comme dans la position primitive. Alors les stigmates s'épanouissent au milieu des pétales eux-mêmes très épanouis et brillant encore de tout l'éclat de leur attrayante couleur. Les bourdons et les abeilles (exclusivement?) sont les fécondateurs de cette espèce; ils y accourent à l'envi pour sucer le nectar sécrété par cinq petites glandes situées alternativement entre un pétale et l'autre. »

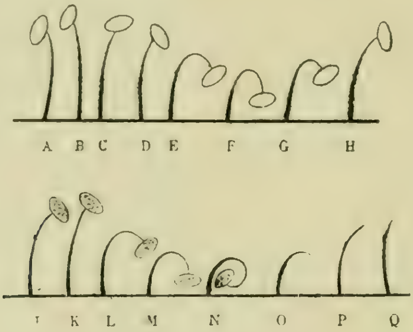
Gentiana purpurea, *Atropa Belladona*, *Geranium phaeum* : chez elles, la fécondation par les insectes n'est pas encore démontrée... Les insectes fécondateurs négligent les fleurs brunes ou, plutôt, les évitent, parce qu'elles représentent en quelque sorte un « mimétisme » de la couleur brune de nombreux coléoptères... »

L'affirmation de M. Kuntze m'avait, dès la première lecture, frappé par son étrangeté. Le nom de « brun-sale » semble bien mal choisi pour désigner la corolle du *Gentiana purpurea* ou celle du *Geranium phaeum* — dont M. Ricca trouve au contraire la teinte si « attrayante ». — Mais enfin : de gustibus atque coloribus... Ce que je connaissais déjà de la structure de ces deux plantes me faisait présumer que les insectes les butinent fréquemment et doivent être même à peu près indispensables à leur fécondation; les observations de MM. Ricca et Darwin, citées plus haut, ne pouvaient que me confirmer dans cette opinion. Toutefois, M. Kuntze — comme les phrases que j'ai rapportées et leur contexte le prouvent — émettait l'avis que ces espèces ne reçoivent pas de visites de la part des insectes et peuvent s'en passer : la question méritait donc d'être éclaircie. C'est pourquoi je résolus d'en avoir le cœur net et d'étudier attentivement la fécondation de l'une ou l'autre des quatres espèces que M. Kuntze énumère. Je n'avais sous la main que le *Geranium phaeum;* voici le résultat de quelques observations et des quelques expériences que j'ai faites sur lui.

Les corolles du *Geranium phaeum*, très ouvertes et même, vers la fin de la floraison, assez fortement rabattues, ont 20 millimètres de diamètre. Elles présentent une couleur toute caractéristique, lie de vin ou pourpre sombre, comme on voudra (1); chaque pétale est, à sa base, blanc argenté et poilu, ce qui forme autour des organes sexuels un nectarosème — indicateur du nectar — étroit et circulaire, conduisant aux cinq grosses glandes nectarifères qui alternent avec les pétales. La protérandrie est extrêmement marquée. Si la plante se trouve dans des conditions normales, la protérandrie est même absolument brachybiostémone, c'est-à-dire que les anthères sont tout à fait déflorées avant que les stigmates soient nubiles. Il y a, comme on sait, dix étamines, en deux verticilles : cinq externes plus petites et cinq internes plus grandes. Chacune de ces étamines subit des changements de courbure fort remarquables et dont une partie seulement a été signalée par M. Ricca. Voici toute la vie d'une étamine de *Geranium phaeum :*

---

(1) La dessiccation altère beaucoup cette teinte et la rend noir-violet, de sorte qu'il faut l'observer sur des fleurs fraîches.



N. B. — Dans toutes ces figures, le centre de la fleur est supposé à gauche.

La figure A représente une étamine avant l'anthèse : elle est dressée, un peu courbée de dehors en dedans et son anthère, parallèle au filet (plus que sur la figure) et adossée à lui, est située vers l'intérieur. Petit à petit le filet se courbe de dedans en dehors (fig. B-E) et l'anthère, tournant de 90° autour de son point d'attache, devient perpendiculaire au filet et externe ; ces phénomènes atteignent un certain maximum (fig. F); puis le filet se relève (fig. G-H), l'anthère lui restant toujours perpendiculaire. C'est alors seulement que la déhiscence s'opère (fig. I-K). De nouveau, le filet se récurve de dedans en dehors (fig. L-M) et finit même par s'enrouler légèrement en spirale (fig. N); alors, le plus souvent, l'anthère tombe, et enfin le filet staminal, ainsi décapité, se redresse pour la dernière fois (fig. O-Q) et se dessèche. — Si l'on envisage, non plus la biographie de chaque étamine prise séparément, mais celle de la fleur dans son ensemble, on peut distinguer six phases dans la floraison :

1° Un peu avant l'épanouissement du bouton, toutes les dix étamines sont dressées dans la position représentée figure A, avec les anthères introrses; les cinq stigmates sont étroitement appliqués l'un contre l'autre;

2° La fleur s'ouvre. Les cinq étamines internes se récurvent l'une après l'autre en dehors et atteignent la position F; leurs anthères sont devenues par là extrorses;

3° Les cinq étamines externes atteignent aussi successivement la position F. En même temps, les étamines internes se relèvent jusqu'à la position presque droite, K, et leurs anthères, s'ouvrant successivement, tournent leur face couverte de pollen vers le haut : elles cachent les stigmates encore hermétiquement clos.

4° Les étamines externes se redressent de même et s'ouvrent de même. Les étamines internes se recourbent de nouveau successivement en dehors, jusqu'à l'enroulement (fig. N);

5° Les étamines externes se récurvent aussi pour la seconde fois. Le centre de la fleur est ainsi mis à nu. Les anthères tombent l'une après l'autre, le style s'allonge, les cinq stigmates s'étalent à la place même que les anthères occupaient peu auparavant;

6° Les stigmates se referment et se fanent, les pétales tombent, les sépales se relèvent de façon à protéger l'ovaire et les filets des étamines se redressent une dernière fois complètement.

Le tableau suivant résume l'état de la fleur pendant les six phases.

	1re phase.	2e phase.	3e phase.	4e phase.	5e phase.	6e phase.
État des étam. int.	Fig. A.	Fig. F.	Fig. K.	Fig. N.	Fig. O.	Fig. Q.
État des étam. ext.	Fig. A.	Fig. A	Fig. F.	Fig. K.	Fig. N.	Fig. Q.
État des stigmates .	Fermés.	Fermés.	Fermés.	Commence à peine à s'entr'ouvrir.	Ouverts	Fanés.

La fleur emploie environ quatre jours à parcourir ces six phases : elle est physiologiquement mâle (quatre premières phases) pendant deux et demi à trois jours, et femelle (cinquième phase) pendant un à un jour et demi seulement.

Les faits qui précèdent montrent déjà que, dans la nature, l'autogamie n'est pas possible chez le *Geranium phaeum*. En effet, quand les stigmates s'étalent, toutes les étamines sont récurvées aussi loin d'eux que possible et le vent fait bientôt tomber les anthères. J'ai cultivé un pied de *Geranium phaeum* dans ma chambre et de plus, dans deux localités différentes, j'en ai couvert en tout une huitaine de pieds (croissant en pleine terre) au moyen d'une gaze dont les mailles ont moins de 1 millimètre. Les insectes sont ainsi exclus. Examinés à la loupe, les stigmates de ces plantes protégées ne présentaient pas un seul grain de pollen. — Il n'y a qu'un seul cas, d'ailleurs tout anormal, où l'autogamie directe puisse se produire : si la plante est absolument garantie contre le vent et contre les insectes, les anthères peuvent ne pas être tombées lors de la 6e phase et avoir conservé encore un peu de pollen. Elles se redressent alors, ainsi que je l'ai dit (fig. Q), et quelques grains peuvent parvenir aux stigmates, quoique ceux-ci soient ordinairement déjà fanés. C'est ce que j'ai observé un petit nombre de fois. L'autogamie existe dans ce cas exceptionnel, mais *elle n'est jamais suivie d'autocarpie*, comme je l'ai constaté expérimentalement (1).

Et cependant, à l'état sauvage, cette plante fructifie abondamment. Il n'y a pas lieu de songer à une fécondation par le vent : la structure florale et la cohésion du pollen la rendent impossible. Quel est donc l'agent du transport pollinique? Pour répondre par l'observation directe à cette question, je me suis rendu avec un ami, le 27 mai dernier, à Forest près Bruxelles. Il y a là une fort belle habitation de *Geranium phaeum*. Le temps assez bon, mais couvert, n'était qu'à demi favorable aux insectes, surtout aux papillons. — A Forest, le *Geranium phaeum* fleurit avec le *Melandryum diurnum*, le *Chaerophyllum temulum*, plusieurs *Ranunculus*, le *Galium Cruciata*, le *Geranium Robertianum*, etc.; mais je ne tardai pas à m'apercevoir que cette plante, à laquelle M. Kuntze refuse tout attrait pour les insectes, est *beaucoup* plus recherchée par eux qu'aucune de celles qui l'entouraient. Seul le *Melandryum diurnum* lui faisait une pâle — mais très pâle — concurrence. En une heure et demie environ, j'ai vu sur le *Geranium phaeum* une foule d'hyménoptères qui s'en tenaient tout le temps *uniquement* à cette espèce; en outre, j'ai remarqué quelques diptères, et un hyménoptère qui, chose fort curieuse et assez anomale, visitait pêle-mêle le *Geranium phaeum* et le *Melandryum diurnum*. Parmi ces insectes, j'en ai capturé un certain nombre dont je dois la détermination à l'extrême obligeance de M. le docteur J.-Ch. Jacobs. Ce sont :

---

(1) Cette absence d'autocarpie prouve ou bien que le *Geranium phaeum* est adynamandre (c'est-à-dire que le pollen y est sans action sur les stigmates de la même fleur), ou bien que la fécondation n'y est plus possible lorsque la fleur commence à perdre ses pétales, comme M. Hildebrand (*Bot. Zeit.*, 1865, no 1) l'a reconnu pour le *Geranium pratense*.

Diptères : 1 *Syrphus scalaris* Latr. Hyménoptères : 2 *Apis mellifica* L.; 8 petits *Bombus muscorum* Fabr.; 17 petits *Bombus lapidarius* Fabr. et 1 gros *Bombus terrestris* Fabr. En outre, l'insecte qui allait pêle-mêle au *Geranium phaeum* et au *Melandryum diurnum* est un *Bombus aestivalis* Panzer. — Total : 30 insectes.

Tous les hyménoptères observés agissaient de la même manière : la tête en bas, ils s'accrochent avec les six pattes aux organes sexuels qui se dressent au centre de la fleur, ils allongent leur trompe jusqu'aux glandes nectarifères et, en faisant cela, touchent avec l'abdomen les anthères couvertes de pollen chez les fleurs qui sont encore au stade mâle, et les stigmates disposés en étoile à cinq branches, chez les fleurs parvenues déjà au stade femelle. De la sorte, les insectes opèrent régulièrement le croisement entre fleurs différentes. Ce croisement peut être aussi bien entre fleurs différentes du même pied (croisement gitonogamique) qu'entre fleurs de pieds différents (croisement xénogamique). Ce qui prouve l'efficacité de ce mode de fécondation, c'est d'abord la quantité de fruits que l'on observe sur les pieds exposés aux visites des insectes, et ensuite la fréquence de la plante aux divers endroits où je l'ai rencontrée.

Un dernier détail, c'est que les graines mûres du *Geranium* *phaeum* sont projetées élastiquement à une distance qui varie de quelques centimètres à 3 mètres; ordinairement, elle est de 1m50 à peu près.

CONCLUSIONS.

1. La structure du *Geranium phaeum* rend presque toujours impossible l'arrivée du pollen aux stigmates de la même fleur. Les étamines présentent des modifications de courbure intéressantes.

2. Dans les cas extrêmement rares où le pollen parvient aux stigmates de la fleur même, il n'en résulte cependant aucune fécondation. Une plante de *Geranium phaeum* privée de l'accès des insectes ne produit pas une seule graine (1).

3. Le *Geranium phaeum* est visité par les insectes en quête de nectar, beaucoup plus fréquemment qu'un bon nombre d'autres plantes dont les fleurs sont pourtant très voyantes. Ses fécondateurs principaux, mais non exclusifs, appartiennent aux genres *Apis* et *Bombus*. Ces insectes y effectuent régulièrement l'allogamie.

Les observations de M. Ricca se trouvent ainsi complétées et l'on voit que nous ne saurions nous rallier à l'opinion de M. Kuntze.

---

(1) Aussi faut-il accueillir avec la plus grande réserve les conclusions que M. Ed. Heckel vient de publier (*Comptes rendus*, 4 novembre 1878) au sujet des *Geranium*, *Saxifraga*, etc. M. Heckel soutient que chez ces genres les mouvements des organes sexuels « réalisent la fécondation directe le plus souvent », et que le croisement n'y « donne pas de meilleurs résultats que la fécondation directe. » (!

RÉPONSE A UNE NOTE DE M. LÉO ERRERA

AU SUJET DE LA

FÉCONDATION DANS LE GENRE GERANIUM

PAR

Ed. HECKEL (1).

Dans une note très intéressante à tous égards, M. L. Errera a, le 11 janvier 1879, fait connaître le résultat de ses recherches sur la fécondation du *Geranium phaeum* et est arrivé à cette conclusion que, contrairement à mes assertions générales, cette plante bénéficie au plus haut degré de la fécondation croisée et que la fécondation directe y est irréalisable et infructueuse. Je ne viens pas m'inscrire en faux contre ces conclusions qui me paraissent déduites d'expériences méthodiques et rigoureusement exactes; ce que je veux mettre en lumière, c'est que dans mes recherches, dont le résumé seulement a été publié et qui se continuent encore en ce moment, je n'ai jamais pu mettre en cause le *G. phaeum* qui ne croît pas dans notre province. Je me suis imposé, en effet, on comprend pourquoi, de n'expérimenter que sur des plantes spontanées ou longuement acclimatées dans les régions où j'ai pu entreprendre mes recherches, et je ne vois rien d'incompatible entre ce que j'ai pu avancer et les résultats de M. Errera. Ainsi que le fait remarquer cet observateur, j'ai dit que dans le genre *Geranium*, les mouvements des étamines (spontanés) réalisent *le plus souvent* la fécondation directe, ce qui ne veut pas dire que je n'admette aucune exception. Darwin, dans son livre sur *The Effects of Cross and Self-Fertilisation*, dont j'ai donné une traduction française annotée, cite de nombreux exemples de plantes appartenant à des genres favorisés quant à leur descendance par le croisement, mais se contentant de l'autofécondation ou même trouvant le moyen d'accroître leur vigueur reproductive par ce procédé autogamique. Il peut se faire que les espèces sur lesquelles j'ai opéré soient dans ce cas, et, si elles sont en plus grand nombre dans le vaste genre *Geranium* (ainsi que cela paraît résulter de mes expériences), que celles dont le *G. phaeum* serait le type, mon affirmation resterait aussi rigoureusement exacte que les expériences de mon savant contradicteur. Je suis convaincu, m'étant connue la valeur scientifique de M. Errera, que s'il avait eu présentes à la pensée les objections que je me crois autorisé à lui présenter, il n'eût pas inscrit dans son travail la note visant mes conclusions qui m'a remis en l'esprit le *in caudâ venenum* des Latins, et que je lui pardonne du reste très volontiers en raison de l'intérêt incontestable que ses recherches présentent.

---

(1) Extrait du *Compte rendu de la séance mensuelle du 1er mars 1879 de la Société royale de Botanique de Belgique.*

M. Léo Errera, en réponse à la note précédente, fait les remarques suivantes :

En publiant mes observations sur le *Geranium phaeum*, je me suis permis de noter qu'elles semblaient peu favorables aux conclusions générales très intéressantes que M. Heckel a récemment communiquées à l'Académie des Sciences de Paris. Le savant professeur de Marseille m'a fait l'honneur de répondre à ma note : il dit qu'il n'a pas eu en vue le *Geranium phaeum* et que cette espèce constitue sans doute une exception à la règle qu'il a proposée. Si cette exception était un fait isolé, elle aurait peu d'importance; mais le *G. phaeum* n'est pas seul, je crois, à protester contre la règle et voilà pourquoi j'ai osé signaler mon désaccord avec M. Heckel.

M. Heckel voudrait (*Comptes rendus*, 4 novembre 1878) établir une antithèse au point de vue de la fécondation, entre les mouvements staminaux provoqués (*Berberis*, *Centaurea*, etc.) et les mouvements staminaux spontanés (*Geranium*, *Ruta*, *Saxifraga*, etc) : il pense que les premiers servent physiologiquement à la fécondation croisée, tandis que les seconds lui paraissent destinés le plus souvent à assurer la fécondation directe. La première conclusion n'est guère contestable; mais la seconde?... Chez beaucoup d'espèces dichogames, il y a des mouvements spontanés tels que les organes des deux sexes occupent successivement la même place dans la fleur (*Teucrum Scorodonia! Plectranthus fruticosus! Clerodendron Thomsonae!*, etc.). D'autres plantes, sans être dichogames, présentent des mouvements analogues (*Bewegungsdichogamen* Hildebr.), par exemple l'*Anoda hastata*, suivant M. Hildebrand (*Geschl. Verth.*, p. 48). Dans tous ces cas, l'insecte qui vient butiner touche avec la même partie de son corps, ici les anthères, là les stigmates, et transporte le pollen d'une fleur à l'autre. C'est donc bien l'allogamie et non l'autogamie que les mouvements réalisent chez ces végétaux.

Mais si nous nous en tenons aux genres mêmes que M. Heckel cite comme ayant des mouvements staminaux propices à l'autogamie, sa règle au moins va-t-elle se trouver confirmée d'une façon éclatante? Je crains que non, et ce qu'il y a de grave, c'est que chez les espèces où les mouvements staminaux se montrent avec le plus de netteté, leur rôle allogamique apparaît avec une netteté non moins grande. Ils sont extraordinairement accusés chez le *Geranium phaeum* : or, M. Ricca a montré qu'ils ont le croisement pour effet, et c'est ce que mes observations corroborent bien. Le *Geranium palustre* (Cf. Sprengel et H. Müller et le *G. pratense*) (Cf. Hildebrand et H. Müller) sont dans le même cas. Parmi les Saxifrages aussi, là où le mouvement staminal est le plus manifeste, il vient en aide au croisement et non point à l'autogamie : M. Engler l'a constaté pour 38 espèces (*Bot. Zeit.*, 1868, p. 833). J'ai parlé, il est vrai, d'un redressement final des étamines (6e phase) du *Geranium phaeum* qui peut, dans des circonstances exceptionnelles, amener sur le stigmate un peu de pollen autogamique; M. Engler a signalé quelque chose d'analogue pour le *Saxifraga rotundifolia* : mais chez le *Geranium phaeum*, comme chez le *Saxifraga rotundifolia*, ce dernier mouvement se fait lorsque les étamines sont aux trois quarts fanées et l'autogamie tardive reste infructueuse.

Bien souvent c'est l'absence de mouvements spontanés qui seule permet l'autogamie, au rebours, je crois, de ce que voudrait M. Heckel. Ainsi le *Saxifraga (Bergenia) crassifolia* n'est pas aussi inaccessible à la fécondation autogamique que les autres Saxifrages. Conformément aux assertions générales de M. Heckel, on devrait s'attendre à voir chez cette espèce des mouvements staminaux très nets; — eh bien, tout au contraire, les mouvements sont nuls chez elle, et c'est une des raisons pour lesquelles on a cherché à rétablir en sa faveur le genre *Bergenia* de Mönch (Engler, *loc. cit.*). Le *Malva sylvestris* et le *M. rotundifolia*, dont l'étude comparative a été si bien faite par M. H. Müller (*Befr. der Bl.*, p. 171), sont tout aussi instructifs : il y a, chez le premier, un mouvement spontané des étamines qui empêche l'autogamie; chez le second, le mouvement est beaucoup moins marqué et l'autogamie est rendue possible. Enfin il n'est peut-être pas d'exemple plus concluant que l'*Ajuga reptans*, car on peut y comparer différents pieds de la même espèce qui présentent des mouvements spontanés inégalement intenses; et j'ai observé à diverses reprises que l'autogamie y est d'autant plus difficile que les mouvements inverses des étamines et du style sont plus accusés.

Il ne faudrait toutefois pas conclure de ces faits que le mouvement staminal spontané ne puisse pas, dans quelques cas, produire une fécondation autogamique; mais cette autogamie est alors d'ordinaire un phénomène tardif, succédané, un phénomène de pis-aller (Cf. par ex. *Geran. pyrenaicum*, *G. molle*, *G. pusillum*, *Ruta graveolens*, in H. MÜLLER, *Op. cit.*). Il ne m'est d'ailleurs jamais venu le moins du monde à l'idée de révoquer en doute les résultats expérimentaux que M. Heckel a obtenus. Mais ce savant observateur paraît s'être laissé entraîner à une généralisation probablement erronée, et à coup sûr très prématurée, en interprétant les mouvements spontanés comme appropriés le plus souvent à l'autogamie, par opposition aux mouvements provoqués.

UN MOYEN SIMPLE

DE CONSTATER

LA FÉCONDATION CROISÉE

CHEZ LES PRIMEVÈRES

PAR

Léo ERRERA (¹).

Une foule d'observations et de raisonnements démontrent, comme on sait, que la fécondation d'une fleur par le pollen d'une autre fleur de la même espèce est un fait extrêmement fréquent, et cela même pour les plantes hermaphrodites. Il semble cependant que toutes les convictions ne soient pas encore entraînées; des doutes sur ce point ont, entre autres, été exprimés récemment à l'Académie de Belgique (*Bull.*, 1880, n° 7, pp. 7-8).

Si nous pouvions distinguer à son aspect le pollen de la fleur même d'avec celui des autres fleurs de la même espèce, la simple inspection d'un stigmate nous apprendrait d'où vient le pollen qui s'y trouve. En général, nous n'avons aucun moyen de reconnaître ainsi le pollen des diverses fleurs d'une espèce donnée. Mais il en est autrement pour les plantes hétérostyles. Chez la plupart d'entre elles, le pollen des individus microstyles est notablement plus gros

---

(¹) Extrait du *Compte rendu de la séance mensuelle du 5 février 1881 de la Société royale de Botanique de Belgique.* (BULL., t. XX, 2ᵉ partie.)

que celui des individus macrostyles. Dans le *Primula elatior*, par exemple, les grains de pollen des individus microstyles ont des diamètres presque doubles de ceux des individus microstyles et ils présentent d'ordinaire une cannelure de plus; rien n'est donc plus facile que de distinguer au microscope les deux sortes de pollen. Il suffit pour s'en convaincre de jeter un coup d'œil sur la planche I, tome XVII, du *Bulletin* de notre Société.

Dans le courant de 1877, nous avons examiné avec notre ami M. G. Gevaert un grand nombre de stigmates de *Primula elatior* sauvage et nous y avons toujours vu un mélange des deux formes de pollen. C'est ce que l'on trouvera figuré sur la planche que nous venons de citer (fig. 10 et 11). L'observation a été faite sur place à l'aide d'un microscope de poche, pour éviter que le voisinage des deux sortes de fleurs dans un bouquet ne pût occasionner des erreurs. Le pollen de la forme à laquelle appartient le pistil qu'on examine est, en général, le plus abondant; mais l'autre est mieux placé pour opérer la fécondation, il est plus près du milieu du stigmate. On sait du reste par les expériences de M. Darwin (*Differ. Forms of Flowers*, p. 31) que lorsque les deux sortes de pollen sont déposées sur un même stigmate, le pollen de la forme à laquelle le stigmate n'appartient pas annule l'action de l'autre.

Tout le monde doit, sans doute, déjà avoir songé à la méthode d'observation très simple que nous indiquons; les travaux qui ont rapport à ce sujet ne la mentionnent cependant pas, à notre connaissance. C'est un moyen sûr et direct de constater le transport du pollen de l'une des formes de Primevères à l'autre.

Quant aux agents de ce croisement, on ne peut douter un instant que ce ne soient les insectes, puisqu'on les voit voler d'une fleur à l'autre et que l'on trouve toujours sur eux les deux sortes de pollen, quand on les prend sur le fait. On sait aussi que leur exclusion au moyen d'une gaze amène la stérilité plus ou moins complète des Primevères et que le vent ne saurait avoir d'action sur le pollen visqueux de ces plantes.

LES

VÉGÉTAUX ÉPIPHYLLES

PAR

Jean MASSART (¹).

Dans la forêt équatoriale où les pluies abondantes, la régularité de la température et le calme de l'air maintiennent une atmosphère constamment humide, beaucoup de petits végétaux (Algues, Champignons, lichens, Hépatiques, Mousses) ont pu quitter le sol et s'établir sur les branches, voire sur les feuilles des arbres. Ces épiphylles sont parfois des espèces qui, par hasard, ont trouvé sur quelque grande feuille des conditions favorables; telles sont diverses Orchidacées et Fougères qui vivent d'habitude en épiphytes, mais qui dans l'humide et calme forêt vierge peuvent passer toute leur existence sur une feuille. Parmi les épiphylles occasionnels, on peut encore citer les Infusoires, les Rotifères et les Nématodes qui nagent dans les grosses touffes spongieuses constituées sur les feuilles par les Mousses et Hépatiques.

Les épiphylles n'habitent pas indistinctement toutes les plantes ni toutes les localités. Ainsi, dans le Jardin botanique de Buitenzorg et dans les bosquets des environs de la ville, on ne rencontre en fait d'épiphylles que des Thallophytes. Dans la jungle de Depok et dans la forêt qui couvre le Goenoeng Tjibodas à Tjampea, à côté

(¹) Extrait des *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*. Supplément II, pp. 103 à 108 (1898).

des Thallophytes qui sont également très communes, quelques Bryophytes vivent sur les feuilles du sous-bois. Dans la forêt vierge de Tjibodas, les épiphylles sont extrêmement abondants, mais les divers groupes ne se mélangent guère. Sur les feuilles qui occupent la cime des arbres, il n'y a guère que des lichens. Près du sol, les feuilles supportent de nombreuses Algues, des Hépatiques et les grosses pelottes brunâtres d'une Ephéméracée. Enfin, dans les gorges étroites et particulièrement humides, les Mousses s'ajoutent aux Hépatiques, mais, par contre, les Thallophytes disparaissent.

Rares sont dans la forêt les espèces dont les feuilles sont complètement à l'abri de l'invasion des épiphylles. Je ne puis en citer qu'une seule : *Trichomanes pallidum*. Ses feuilles sont couvertes d'une couche cireuse : les gouttes de pluie y roulent sans la mouiller et les spores des épiphylles ne peuvent pas s'y accrocher. Toutefois, si les autres plantes de la forêt de Tjibodas sont toutes, sans exception, infestées par les épiphylles, il s'en faut de beaucoup qu'elles le soient au même degré. Les Fougères, les *Cyrtandra*, les *Elettaria* et, d'une façon générale, les feuilles rugueuses ou quelque peu poilues, sont beaucoup plus habitées que les feuilles très lisses comme celles des *Musa* et des *Curculigo*.

Les végétaux adaptés a la vie épiphyllaire ne sont pas répartis uniformément entre tous les groupes systématiques.

Les Phanérogames et les Ptéridophytes ne renferment que des épiphylles accidentels.

Les Schizophytes ont fort peu d'espèces réellement épiphylles. Sans doute, les Bactéries sont communes sur les vieilles feuilles, mais ce sont probablement des espèces banales, vivant partout. Les Schizophycées sont représentées par des *Scytonema*.

Parmi les Algues, organismes essentiellement aquatiques, le seul groupe des Chroolépidées contribue à coloniser la surface des feuilles. Outre de nombreuses espèces terrestres et épiphytes, le genre *Trentepohlia* compte aussi quelques espèces épiphylles. Les *Phycopeltis* habitent exclusivement les feuilles vivantes. Enfin, les *Cephaleuros*, devenus parasites, ont dépassé le stade de simples épiphylles.

Il est probable que la plupart des Champignons parasites de feuilles ont commencé par vivre à la surface de ces organes. Mais l'absence de pigments assimilateurs les a obligés à emprunter de la nourriture à leur support. Pourtant, quelques genres de Pyrénomycètes (*Meliola*, *Asterina*, *Schneepia*, etc.) sont restés de vrais épiphylles. Il en est de même des *Fumago*.

Si les Thallophytes à nutrition holophytique ou saprophytique sont assez rares sur les feuilles, il n'en est pas de même des lichens. Presque toujours les taches orangées de Chroolépidées sont en partie lichénisées. D'autres lichens sont également très répandus, aussi bien des pyrénolichens que des discolichens.

Très variées aussi les Hépatiques épiphylles, quoique toutes appartiennent au groupe des Jungermanniacées acrogynes, surtout aux tribus des Stéphaninoïdées et des Jubuloïdées.

Les Mousses n'habitent les feuilles vivantes que dans les endroits très humides; de plus, on constate presque toujours que les touffes de Mousses sont installées sur les tiges et que ce sont seulement quelques rameaux qui atteignent les feuilles et s'y étalent. La seule espèce réellement épiphylle est une Ephéméracée.

Quoique l'air soit d'ordinaire très tranquille au sein de la forêt vierge, les feuilles n'en sont pas moins de temps en temps secouées avec violence par les coups de vent. Aussi, pour n'être pas arrachés, faut-il que les épiphylles sont solidement attachés à leur support. Au point de vue de la forme du corps et du mode de fixation, on peut diviser les épiphylles en trois groupes : ceux qui sont filamenteux, ceux qui ont la forme d'un disque, enfin ceux qui sont constitués par une tige feuillée.

Les épiphylles filamenteux paraissent au premier abord mal faits pour vivre sur une surface aussi lisse que celle de la plupart des feuilles. Pourtant beaucoup d'espèces n'ont pas subi de transformations spéciales en vue de s'adapter à ce mode d'existence : le *Scytonema foliicolum*, par exemple, est constitué comme les espèces terrestres; de même les *Meliola* n'offrent rien de particulier. Chez les *Trentepohlia*, il n'en est plus ainsi : la plupart des espèces qui habitent les feuilles ont des filaments couchés, appliqués contre le support, bien différents des filaments dressés; chez le *T. diffusa*, il y a, en outre, des rameaux courts, servant de crampons; enfin, le *T. prostrata* n'a plus que des filaments appliqués.

L'Éphéméracée, si commune dans la forêt de Tjibodas, offre une disposition analogue à celle du *T. diffusa :* certaines branches du protonéma persistant sont assimilatrices et s'étalent dans l'air, tandis que d'autres, plus courtes, sont étroitement cramponnées à la feuille hospitalière.

Nous venons de voir que le *T. prostrata* possède uniquement des rameaux couchés. Supposons que les filaments au lieu de se disposer sous ordre, soient régulièrement rayonnants et contigus, et nous aurons l'appareil végétatif discoïde d'un *Phycopeltis.* Le thalle d'*Asterina* est également formé de filaments rayonnants, disposés en une seule couche les uns à côté des autres.

C'est sans doute la difficulté de la fixation qui exclut de la vie épiphyllaire les lichens fruticuleux et les lichens foliacés. Toujours est-il que les formes crustacées sont les seules qui aient pu adopter ce mode d'existence; elles constituent de petites croûtes arrondies, intimement soudées à la surface foliaire.

On doit encore rattacher au groupe des épiphylles discoïdes une Jungermanniacée (*Metzgeriopsis pusilla*), qui reste pendant toute sa vie à un stade infantile. En effet, de même que l'Éphéméracée conserve son protonéma, cette Hépatique garde son prothalle; celui-ci est appliqué par toute sa surface inférieure contre la feuille vivante, et est pour ainsi dire le seul appareil assimilateur de la plante.

A part les deux formes aberrantes dont nous venons de parler, les Bryophytes épiphylles ont toutes une tige feuillée. Parmi les Mousses, les Bryacées pleurocarpes sont les seules qui fournissent des épiphylles. On comprend en effet que pour éviter d'être arrachée par les coups de vent qui viennent fouetter les feuilles, la plante doit être fixée sur toute son étendue; c'est ce qui est réalisé chez les Mousses pleurocarpes par l'abondante production de rhizoïdes le long de la tige couchée. Au contraire, les autres Mousses, qui ont toutes une tige dressée, ne seraient attachées que par la base, et le vent les aurait bientôt ébranlées.

Chez les Hépatiques on ne trouve également d'épiphylles que parmi les formes qui donnent de nombreuses rhizoïdes sur la face ventrale. Rarement les rhizoïdes se forment sur la tige elle-même. Chez les Lejeunéées elles naissent d'ordinaire des cellules basilaires des amphigastres; parfois même les amphigastres sont remplacés en entier par une touffe de rhizoïdes. Chez les Stéphaninoïdées épiphylles elles sont portées par les oreillettes des feuilles. On remarquera que les seules Jungermanniacées qui soient devenues épiphylles sont celles dont les feuilles et les amphigastres étaient déjà en voie de varier, et qui ont pu, en raison de cette variabilité, se plier plus facilement aux exigences de la vie épiphyllaire. Ajoutons que les espèces de ces tribus présentent encore d'autres dispositifs avantageux : au lieu d'avoir, comme la plupart des autres Jungermanniacées, des propagules unicellulaires, elles produisent des propagules discoïdes dont la fixation est aisée; de plus les spores de ces plantes germent en un petit disque plat; enfin, grâce à la présence des oreillettes, elles sont capables de mettre en réserve de l'eau pour les jours de sécheresse.

Ce dernier point est fort important. En effet, quelle que soit l'humidité de l'atmosphère, il y a néanmoins certaines heures du jour où les plantes risquent de se dessécher.

Il n'existe pas d'épiphylles charnus possédant des réserves d'eau intracellulaire. Par contre, les Bryophytes accumulent de grandes quantités d'eau de pluie entre leurs organes aériens, à tel point que toute une petite faune aquatique s'y est développée. Chez les Hépatiques, lorsque cette réserve externe est épuisée, il en reste une autre dans les oreillettes. Parmi les Thallophytes, les *Trentepohlia* seuls peuvent amasser de l'eau entre les filaments, tandis que les *Phycopeltis*, les Champignons et les lichens ont sans doute la faculté de résister à la dessiccation.

Les plantes épiphylles constituent, comme on le voit, un groupe éthologique fort intéressant, dans lequel se retrouvent la plupart des adaptations des végétaux épiphytes, mais poussées à un plus haut degré.

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 2971